

Année 1963-1964

Série U - N° 399

THESE

présentée à la

Faculté de Pharmacie de l'Université de Paris

pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université de Paris

(Pharmacie)

par

J-C MESTRE

RECHERCHES D'EMBRYOGENIE COMPAREE :

LES RAPPORTS PHYLOGENETIQUES DES COMPOSEES

Soutenue le : 1964

Jury : MM. R. PARIS, Président

P. CRETE, Professeur

G. DEYSSON, Professeur

Année 1963-1964

Série U - N° 399

THESE

présentée à la

Faculté de Pharmacie de l'Université de Paris

pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université de Paris

(Pharmacie)

par

J-C MESTRE

RECHERCHES D'EMBRYOGENIE COMPAREE :

LES RAPPORTS PHYLOGENETIQUES DES COMPOSEES

Soutenue le :

Jury : MM. R. PARIS, Président

P. CRETE, Professeur

G. DEYSSON, Professeur

PERSONNEL DE LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

ADMINISTRATION

MM.	G. VALETTE, O. *, C. U....	Doyen
	M. M. JANOT, O. *, C. U....	Assesseur
	P. MALANGEAU, O. U.....	Assesseur
	L. RODINEAU, *, O. U.....	Secrétaire Général
Mme	S. FERRARI, U.....	Attachée Principale
MM.	L. JEANDEL, O. U.....	Attaché
Mme	C. PEILLON,.....	Attachée
Mle	G. BIDEAU,.....	Secrétaire
Mme	S. CERTAIN, O. U.	Secrétaire
	M. COUSIN,.....	Secrétaire
MM	A. DROUILLY, O. U.....	Secrétaire
Mme	M. L. ESPINASSE, O. U.....	Secrétaire
Mle	A.M. FAVERJON,.....	Secrétaire
MM.	G. FROISSART, O. U.....	Secrétaire
Mme	L. WARNESSON,.....	Secrétaire

DOYEN HONORAIRE

M.	R. FABRE, C. *, C. U....	Membre de l'Institut
----	--------------------------	----------------------

PROFESSEURS HONORAIRES

MM.	M. DELEPINE, C. *, C. U..	Membre de l'Institut
	L. LAUNOY, O. *, C. U..	
	P. FLEURY, O. *, O. U.	
	M. MASCRE, O. *, C. U.	
	M. PICON, O. *, O. U.	
	C. BEDEL, *, O. U.	
	R. FABRE, C. *, C. U....	Membre de l'Institut

PROFESSEURS

MM. M. M. JANOT, O. *, C. U.
G. VALETTE, O. *, C. U..
R. PARIS, *, O. U.....

M. GUILLOT, *, O. U
J.A. GAUTIER, O. *, O. U.

Mlle S. LAMBIN, *, O. U
MM. Y. RAOUL, *, O. U
J. COURTOIS, *, O. U.....

L. DOMANGE, *, O. U.....
P. CRETE, *, O. U.....
R. TRUHAUT O. *, O. U....

A. MORETTE *, O. U.....
R. CAVIER, O. U.....
A. QUEVAUVILLER, *, O. U

R. MOREAU, *, O. U
MM. J. GUY, O. U
A. GERMAN, O. U
M. PIETTE, *, O. U.....
P. MALANGEAU, O. U
M. GIRARD, O. U
G. DILLEMANN,.....
G. DEYSSON, O. U.....
J. FLAHAUT, U
A. LE HIR.....
J. RENAULT, U.....
C. BOUDENE,.....
P. LARUELLE.....
P. ROSSIGNOL.....
A. MANGEOT, O. U.....
P. DELAVEAU,.....

Pharmacie galénique T.
Pharmacodynamie T.
Histoire naturelle des médicaments simples d'origine végétale T.
Physique T.
Chimie organique T.
Microbiologie T.
Physiologie T.
Chimie biologique T.
Chimie minérale T.
Botanique T.
Toxicologie et Hygiène industrielle T.
Hydrologie T.
Parasitologie T.
Hygiène et Education sanitaire T.
Pharmacie chimique T.
Mathématiques appliquées aux sciences physiques et biologiques T.
Virologie et Sérologie T.
Biologie sanguine T.
Chimie analytique T.
Chimie appliquée à l'expertise T.
Législation, Déontologie et Histoire de la Pharmacie T.
Cytologie végétale T.
Minéralogie T.
Pharmacie Galénique
Chimie organique
Toxicologie et Hygiène industrielle
Physique
Pharmacodynamie
Pharmacie Galénique industrielle T.
Matière Médicale

MAITRES DE CONFERENCES

MM. R. BOURDON,.....

MM. Y. COHEN,.....
G. LE MOAN,.....
H. RENAULT, O. U
C. PAOLETTI,.....
P. REYNAUD,.....
J. POISSON,.....
A. DESVIGNES, U.....
F. PERCHERON,.....
J. SAVEL,.....
J. BORY,.....

Chimie analytique

Sciences naturelles
Sciences appliquées
Pharmacie chimique
Sciences appliquées
Sciences physico-chimiques
Sciences naturelles
Cryptogamie et technique bactériologique
Sciences appliquées
Biologie animale
Sciences naturelles

CHEFS DE TRAVAUX PRATIQUES

MM.	P. BINET,.....	Parasitologie
	A. CARLIER (FF),.....	Pharmacie galénique industrielle
	A. CAVE,	Pharmacotechnie
	P. CORRIEZ, (.), O. O	Physique
	C. DREUX (FF),.....	Electrochimie appliquée à l'analyse
	P. GESTEAU,*, O. O	Physique biologique
	J.C. GOUNELLE,	Analyse appliquée au contrôle des médicaments (Section Biologie)
	H. GUERIN,*, O. O	Micrographie (3e année), essais des drogues végétales
	J. HARISPE, O. O	Chimie générale et pharmaceutique
	J. HENRY,.....	Chimie (4e année)
Mme	J. HUBERT,.....	Microbiologie
Mlle	Y. JUND (FF),.....	Microbiologie
Mme	N. LEGER (FF),.....	Parasitologie
MM.	R. LELUC,.....	Microbiologie
	A. LEMONNIER,.....	Chimie analytique (2e et 3e années)
Mlle	M. LOISEAU (FF),.....	Chimie (4e année)
	S. LONGUEVALLE, ...	Service des examens de chimie
MM.	J. MANDEREAU (FF),.....	Pharmacotechnie
Mlle	H. MORIN, O. O	Pharmacodynamie
MM.	NGUYEN PHU LICH (FF),.....	Toxicologie
	F. PELLERIN,.....	Chimie analytique (2e & 3e année)
	R. PERLES,.....	Chimie biologique
	P. POUILLAIN,.....	Hématologie
Mme	M. ROBERT,.....	Sérologie
Mlle	A. ROLLEN, *, O. O	Biologie végétale
Mme	N. SALES (FF),.....	Biologie animale
Mlle	L. SEGUIN (FF), O. O	Analyse appliquée au contrôle des médicaments (section physico-chimie)
Mme	M. SEILLER (FF),.....	Pharmacie galénique industrielle
MM.	J. YONGER (FF),.....	Chimie analytique (1e année)

BIBLIOTHEQUE

Mlle	Y. RUYSEN, *, O. O	Conservateur, chargé de la Direction
Mlle	S. LAVAUD,*, O. O	Conservateur
Mme	G. KREHMER, (.), O. O	Conservateur
Mme	A. DESGRIPPES, (.), O. O	Bibliothécaire



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AVANT-PROPOS

La famille des Composées est sans conteste la plus importante du sous-embranchement des Angiospermes par le nombre de ses représentants. Malgré les recherches nombreuses et variées dont elle a déjà fait l'objet, d'importants problèmes se posent encore à son sujet.

C'est dans le but d'apporter une modeste contribution à la connaissance de cette immense famille que nous avons entrepris ce travail.

L'étude du développement de l'embryon nous a particulièrement retenu ; c'est au critère embryogénique que nous aurons recours pour essayer de définir les relations phylogénétiques des Composées.

La valeur phylogénétique de l'embryogénie repose sur la grande loi biogénétique de FRITZ MULLER. E. HAEKEL l'a résumée brièvement dans la formule désormais classique "l'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie". R. SOUEGES (142) précise, à cet égard, "qu'on a interprété la loi de manière erronée quand on lui a fait dire que les phases embryonnaires de l'individu représentent, sous une forme passagère, des états autrefois permanents, les phases embryonnaires étant une résurrection momentanée de dispositions organiques propres à des ancêtres adultes. L'embryogénie ne renouvelle pas de formes adultes, ne fait pas réapparaître d'ancêtres. Elle montre seulement que le plan général selon lequel se sont construits des types anciens se retrouve actuellement dans les formes jeunes des individus, que ceux-ci, très différents les uns des autres au terme de leur développement et classés dans des séries divergentes, peuvent se ressembler aux premières étapes de leur évolution, autrement dit que des formes embryonnaires identiques peuvent se rencontrer dans divers groupements".

La loi biogénétique de FRITZ MULLER, encore appelée *loi de Patrogenie*, résume donc les rapports qui existent entre l'embryogénie et la phylogénie. Ces rapports sont définis grâce aux quatre lois fondamentales de l'embryogénie établies par R. SOUEGES qui traduisent,

d'une part, les relations qui s'observent entre la cellule primordiale et les blastomères successifs, et, d'autre part, celles qui se constituent entre ces derniers et les régions principales du corps de l'embryon.

Les quatre grandes lois embryogéniques s'appliquent d'abord aux destinées des premiers éléments cellulaires de l'embryon et, par voie de conséquence, aux origines des parties importantes du sporophyte. Elles régissent encore le nombre et la disposition des blastomères aux quatre premières étapes des divisions de la cellule embryonnaire primordiale.

Les types embryonomiques représentent des modes de développement caractéristiques, définis à l'aide des quatre grandes lois embryogéniques. La comparaison des différents types embryonomiques conduit à une classification.

Le Système périodique de R. SOUEGES (147) que nous utiliserons surpasse toute autre classification embryogénique par sa précision, sa simplicité et son organisation permettant d'assigner une place à tous les types embryonomiques connus et inconnus.

Chaque **Période** de ce système est déterminé par la part que prend le zygote à la construction de l'embryon. Dans la première période, les parties fondamentales de l'embryon s'édifient à partir de la cellule primordiale tout entière, dans la seconde, à partir de la cellule fille supérieure, dans la troisième, à partir de la cellule petite fille supérieure etc. On voit ainsi que le nombre des périodes "se trouve largement ouvert sur l'infini".

Les cadres de chaque période, qui peuvent être modifiés et augmentés "si les recherches ultérieures conduisent à envisager de nouveaux groupements", comprennent les **Mégarchétypes**, définis par les destinées de la cellule basale du proembryon, et les **Séries**, établies suivant la direction des parois dans les deux premières cellules embryonnaires. Selon la disposition verticale, oblique, ou horizontale de la cloison divisant la cellule apicale, on distingue trois séries A, B, et C.

La direction oblique ou transverse de la paroi séparant la cellule basale conduit à la distinction de deux sortes de tétrades, globuleuse et filamenteuse, comportant à leur tour deux variantes ; de là, au total six catégories de tétrades : A_1 et A_2 , B_1 et B_2 et C_1 et C_2 .

Les échantillons que nous avons utilisés au cours de nos recherches proviennent en partie du Jardin Botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris, mais surtout de récoltes effectuées au cours de nombreuses excursions. Les fixations ont été réalisées soit au moyen d'alcool à 95° soit, le plus souvent, à l'aide d'un mélange d'alcool, d'aldéhyde formique et d'acide acétique. Les coupes, après inclusion

en paraffine, ont été débitées en rubans bien continus de 15 μ d'épaisseur, ensuite colorées par la méthode à l'hématoxyline ferrique.

Nous avons rencontré de grandes difficultés chez certaines espèces chez lesquelles l'ovaire est recouvert d'un tapis de poils très dense, provoquant des déchirements du ruban. Il a fallu pratiquer alors l'extraction des ovules en s'aidant d'une loupe binoculaire à fort grossissement. L'orientation de ces ovules, le plus souvent de petite taille, dans les blocs de paraffine a toujours été très difficile.

* * *

Nos recherches ont été effectuées au Laboratoire de Botanique générale de la Faculté de Pharmacie de Paris sous la direction de Monsieur R. SOUEGES, membre de l'Institut, qui nous a dispensé ses précieux conseils et ses encouragements bienveillants. Nous lui adressons nos très vifs remerciements et le prions de croire à notre très respectueuse reconnaissance.

Monsieur le Professeur P. CRETE nous a initié à la Botanique et à l'embryogénie végétale, il a dirigé nos travaux, nous a prodigué ses judicieux conseils, et nous a fourni une aide inlassable ainsi qu'une hospitalité particulièrement généreuse dans son laboratoire. Nous ne saurons jamais assez lui dire toute notre reconnaissance. Qu'il veuille bien accepter nos très sincères remerciements et croire à notre très respectueuse affection.

Monsieur le Professeur M. MASCRE a bien voulu, durant les premières années de nos recherches, s'intéresser à nos travaux. Nous lui adressons nos sincères remerciements et le prions de croire à notre profond respect.

Nous remercions très vivement Monsieur le Professeur R. PARIS pour l'honneur qu'il nous a fait en acceptant la présidence de notre jury de thèse. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre très respectueuse gratitude.

Nous sommes particulièrement reconnaissant à Monsieur le Professeur G. DEYSSON d'avoir bien voulu siéger dans notre jury de thèse ; nous le prions de recevoir nos très respectueux remerciements.

Notre gratitude est également acquise à tous ceux qui nous ont facilité notre tâche. Nous remercions plus spécialement Monsieur J. - L. GUIGNARD, assistant à la Faculté de Pharmacie de Paris, dont les conseils et les encouragements nous ont été particulièrement utiles, et Monsieur R. VERGER, jardinier-chef de la Faculté de Pharmacie de Paris, de l'aide qu'il nous a apportée pour la récolte et la détermination de certaines espèces.

oOo

INTRODUCTION

Les anciens botanistes, frappés par les ressemblances étonnantes de certaines plantes entre elles, pressentirent leur parenté et distinguèrent ainsi un certain nombre de familles que les systématiciens ont conservées jusqu'à nos jours. La famille des Composées, la plus importante par le nombre de ses représentants, semble bien être la plus "naturelle" dans le sens strictement botanique du terme.

En 1604 déjà, ZALUZIAN (206) admettait l'existence des Composées et TOURNEFORT (178), tout en confondant, comme ses prédécesseurs et ses contemporains, le capitule et la fleur, en faisait trois classes dans ses "Institutiones". LINNÉ (93), qui leur fit occuper la presque totalité de la Syngénésie, reconnut plus tard dans son "Philosophia Botanica" (95) un ordre des Compositi.

Les Composées furent fréquemment désignées par des noms variés tels que Synanthérées (120), Astéracées (92), Astéroïdées (16), cependant, il n'y a pas de classification où cette famille n'ait sa place. Une analogie bien frappante entre les nombreuses espèces qui la composent a déterminé l'opinion de tous les botanistes à cet égard. Sur quels caractères ceux-ci se sont-ils fondés ?

Le groupement des fleurs en capitules, la soudure des anthères, la gamopétalie, l'ovaire bicarpellé uniloculaire possédant un ovule anatrophe dressé et le fruit qui est toujours un akène, telles sont les particularités essentielles qui font des Composées un groupe d'une homogénéité remarquable. Cependant, si la constance de ces caractères auxquels on accorde généralement une valeur prépondérante en systématique est bien établie, l'étude des innombrables espèces de la famille montre de très nombreuses variations dans les caractères considérés comme secondaires. Cette hétérogénéité explique les difficultés qu'ont rencontrées les systématiciens dans l'établissement des divisions.

On comprend alors que de très nombreux botanistes se soient attachés à cette question ; de là, les multiples systèmes de classification proposés pour la distinction des Composées en sous-familles et en tribus.

En 1700 déjà, TOURNEFORT (178), dans ses "Institutiones", distinguait parmi les Composées trois classes "flore flosculoso, semi-flosculoso et radiato" suivant la présence de fleurs toutes régulières, toutes irrégulières, et de fleurs régulières entourées de fleurs irrégulières. LINNE (93 - 94) a fait reposer sur un système entièrement différent la classification des Composées. Il distingua dans sa "Polygamie" quatre groupes de polygamie : égale, superflue, inutile et nécessaire.

A. -L. de JUSSIEU (74) subdivisait sa X^e classe, qu'il appelait la classe des Synanthérées en trois ordres des Chicoracées, des Cynarocéphales et des Corymbifères. Après lui, ADANSON (1), tout en ne faisant qu'une seule famille des Composées, la divisait en dix sections : Laitues, Echinopes, Chardons, Immortelles, Ambrosies, Tanésies, Conises, Jacobées, Soucis et Bidens.

WALPERS (194) considère deux sous-familles parmi les Composées : les Tubuliflores, groupant les cinq tribus des Vernoniées, des Eupatoriées, des Astéroïdés, des Sénécionidées et des Cynarées, et les Labiatiflores où se classent les trois tribus des Mutisiacées, des Nassauviacées et des Chicoracées.

DE CANDOLLE (18) supprime les Radiées de sa classification en les réunissant aux Tubuliflores et, plaçant les Labiatiflores au même rang que les Liguliflores, n'admet plus que trois tribus dans les Composées : les Tubuliflores, les Labiatiflores et les Liguliflores.

BAILLON (5), dans son "Histoire des Plantes", ne reconnaît pas les trois tribus de DE CANDOLLE, et considère huit séries parmi les Composées : les Carduées, les Mutisiées, les Cichoriées, les Vernoniées dans lesquelles il englobe les Eupatoriées, les Astérées qui comprennent à la fois les Inulées et les Astérées, les Calendulées dont les Arctotidées font partie, les Hélianthées qu'il divise en quatre sous-séries : les Euhélianthées, les Sénécionées, les Anthémidées et les Héléniées ; les Ambrosiées forment la huitième série. BENTHAM et HOOKER (11) et plus tard HOFFMANN (64), dans ENGLER et PRANTL, élèvent au rang de sous-famille, les trois tribus de DE CANDOLLE, comme l'avaient fait LE MAOUT et DECAISNE (90), et font des Labiatiflores une tribu des Tubuliflores, ne conservant dans les Composées que deux divisions principales : les Tubuliflores et les Liguliflores.

Les premiers auteurs, avec TOURNEFORT, se sont fondés sur des caractères très visibles. Cependant, les divisions qu'ils obtinrent ne furent pas jugées satisfaisantes, et CASSINI (21) et DE CANDOLLE

furent contraints les premiers à rechercher des critères moins apparents pour établir une systématique plus logique. C'est ainsi qu'ils font reposer leur classification des Composées sur la forme des branches du style et sur la disposition des papilles stigmatiques sur ces branches. Ils ont ainsi beaucoup augmenté la difficulté de la distinction des séries ou des tribus ; ont-ils au moins abouti à des systèmes plus logiques ? C'est là un point très discuté. Si M. CLOS (23) constate que tous les taxinomistes rejettent le groupe des Radiées, comme artificiel, et montre par de nombreux exemples le "peu de valeur des rayons comme le caractère distinctif des genres et des espèces", il faut bien reconnaître avec BAILLON (5) qu'aucune série n'est absolument définie. Cela tient, d'une part, aux affinités multiples des genres d'un "groupe aussi étroitement naturel" et, d'autre part, au fait qu'"aucun des caractères auxquels ont eu recours les derniers classificateurs pour partager les Composées ne peut être une fois pour toutes admis comme prépondérant, et qu'il n'y a pas dans ce groupe de subordination absolue pour la plupart des caractères qu'on a placés à des rangs plus ou moins inférieurs".

Après avoir essayé, semble-t-il, tous les critères de morphologie externe, certains botanistes pensèrent à utiliser des caractères que les techniques modernes, permettant des investigations plus poussées, mettaient à la portée des taxinomistes.

Ce fut le début de l'application des données de l'anatomie à la systématique des Composées. Au cours d'une première période, on étudia les caractères microscopiques des tissus végétatifs, à l'exclusion des tissus sécréteurs. Plus tard, au contraire, les investigations portèrent sur l'appareil interne et sur le développement des organes de la reproduction.

Les premiers travaux n'apportèrent que peu de renseignements utiles à la classification des Composées. Il existe, en effet, une grande diversité dans le nombre et la position des faisceaux libéroligneux ; et aucun caractère, comme l'existence de fibres cellulosiques ou ligneuses, ou de liber périmédullaire, ne possède une constance suffisante pour justifier son emploi dans un but systématique.

Ces recherches n'ont donc pas abouti au choix de critères autorisant l'établissement d'une classification logique et naturelle des Composées. D'autres caractères anatomiques durent être invoqués ; c'est ainsi que VESQUE (191) écrivait : "l'anatomie de la feuille est impuissante pour caractériser le moindre groupe, le moindre genre de Composées. Les organes sécréteurs pourront peut-être servir un jour à caractériser les tribus et à les rattacher d'une façon naturelle les unes aux autres".

Déjà les études sur l'appareil sécréteur des Composées avaient été commencées en 1859 par Julius SACHS (124). Puis

TRECUL (179), VAN TIEGHEM (182) (183) (184) (185) et VUILLEMIN (192) (193) poursuivirent ces recherches. M. COL (24), en 1903, dans ses "Recherches sur l'appareil sécréteur interne des Composées", après avoir récapitulé les connaissances déjà acquises, étudiait un nombre très important de Composées et en particulier de Tubuliflores. S'il délaissa les Liguliflores, sans doute à cause de leur homogénéité sur laquelle s'accordent la plupart des systématiciens, ses investigations portèrent sur un très grand nombre de genres et toutes les tribus des Tubuliflores. Elles furent dirigées tant sur l'appareil sécréteur de la racine que sur celui de la tige et du rhizome. En possession de ces résultats, il tenta d'en faire l'application à la classification des Composées.

M. COL élaborait de nombreuses hypothèses sur l'évolution régressive ou extensive des canaux sécréteurs sans trouver d'explication satisfaisante ni rationnelle. Aussi, malgré de multiples essais et de nombreuses comparaisons avec les données classiques antérieures fut-il obligé de conclure "qu'il n'y a aucun caractère capable de définir des sous-familles ou des tribus. Même les Liguliflores ont de nombreux caractères communs avec d'autres groupes voisins".

Plus récemment METCALFE (105) dans son "Anatomy of Dicotyledons" signale la très grande diversité des structures anatomiques rencontrées parmi les Composées. Malgré l'existence de nombreux caractères qu'il considère d'une haute valeur taxinomique, il conclut à l'impossibilité d'établir une classification de cette famille à partir des critères anatomiques.

Cependant, les travaux concernant les organes de la reproduction permirent d'obtenir des résultats plus nets. P. LAVIALLE (84), dans ses "Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées", confirma les deux grandes divisions des Composées : Liguliflores et Tubuliflores. Il se fonda sur les critères du développement du tégument séminal et du péricarpe. L'étude du tégument séminal permet de distinguer deux types, l'un correspondant aux Liguliflores, l'autre aux Tubuliflores. Respectivement à ces deux groupes répondent deux modes différents de développement du péricarpe. Si la presque totalité des tribus des Liguliflores fut étudiée par P. LAVIALLE, deux tribus seulement parmi les Tubuliflores furent examinées. Ces recherches permirent de confirmer l'unité des Liguliflores, mais il fut malheureusement impossible d'admettre pour les Tubuliflores une semblable homogénéité.

Ces dernières années, d'importants travaux ont porté sur le développement des gamétophytes ♂ et ♀ et sur l'ontogénèse de l'albumen ; ils sont déjà suffisamment nombreux pour qu'il soit possible de se faire une idée assez précise de la contribution que de telles recherches peuvent apporter à l'élaboration d'une classification rationnelle et vraiment phylogénétique des Composées.

Le mode de développement du sac embryonnaire, la forme qu'il acquiert définitivement sont extrêmement différents : sacs monosporiques dans lesquels on remarque de nombreuses variations : sacs tétrasporiques qui répondent à des types très dissemblables, quelquefois même aberrants ou non classés. Cette trop grande diversité ne permet pas de prendre utilement en considération, dans un but taxinomique, les renseignements que nous fournit l'histoire du gamétophyte ♂.

Les nombreuses recherches auxquelles a donné lieu le développement de l'albumen indiquent que les deux types cellulaire et nucléaire coexistent chez les Composées. Cependant, la majeure partie des tissus de réserve appartient au type cellulaire. Avant les travaux de J. VERNIN (190) on admettait que la présence d'un albumen nucléaire était une des caractéristiques des Carduinées et des Centauréinées ; mais celui-ci rencontra, au cours de ses recherches, des albumens nucléaires aussi bien parmi les Tubuliflores que parmi les Liguliflores.

Il semble aussi qu'on ait trop souvent préjugé de sa nature en affirmant d'un albumen qu'il était cellulaire sans avoir assisté au cloisonnement consécutif à la division de son premier noyau. On sait maintenant en effet, que, dans certains cas, la première cinèse engendre deux noyaux libres, alors que les premières parois n'apparaissent qu'au moment de la division de ces noyaux-fils. Il est certain que, malgré la précocité de l'apparition de l'état cellulaire, ces albumens doivent être considérés comme nucléaires.

En outre, l'existence, dans les albumens cellulaires, d'une paroi longitudinale à l'issue de la première division, alors qu'elle est généralement horizontale chez les Composées, semble toujours, dans l'état actuel des connaissances, d'une interprétation difficile.

De plus, la description de J. VERNIN, qui remarqua dans deux espèces d'un même genre, le *Barkhausia taraxacifolia* DC et le *B. foetida* F. W. Schmidt, des albumens correspondant respectivement aux deux types nucléaire et cellulaire, diminue l'intérêt que l'on peut accorder au développement de ce tissu à propos de la systématique des Composées. En effet, si dans quelques groupes, les caractéristiques remarquables et constantes de l'albumen, comme celles que P. CRETE (31) remarqua chez certaines Gamopétales Tubiflores, permettent de les employer utilement à des fins systématiques, il ne semble pas que, chez les Composées, leur étude apporte une aide aussi précieuse.

Actuellement les botanistes semblent avoir délaissé l'étude de la systématique des Composées et la classification d'HOFFMANN (64) dans ENGLER et PRANTL, remaniée et corrigée dans les détails, est le plus souvent adoptée dans ses grandes lignes.

En définitive, que ressort-il de l'étude et de la comparaison de ces différentes classifications et de ces nombreux travaux ?

Tout d'abord, la suppression du groupe des Radiées de la classification semble être un fait acquis sur lequel concorde la grande majorité des taxinomistes. Celles-ci, autrefois créées par TOURNEFORT, adoptées par ADANSON et par GOERTNER, mais dont A. L. de JUSSIEU disait déjà en 1789: "*Deflectens a natura quae saepe radiatis flosculos assimilat flores*", ne peuvent être utilisées à des fins systématiques en raison de l'instabilité de l'existence des rayons dans la plupart des tribus. Par contre, tous les systématiciens affirment l'existence du groupe caractérisé par les fleurs ligulées. L'anatomie de l'ovaire et du fruit confirme les caractères de morphologie externe et accorde aux Liguliflores une homogénéité que l'on souhaiterait retrouver dans d'autres sous-familles. En effet, à l'exception des Liguliflores dont l'entité n'est pas niable et dont les limites sont relativement nettes, il n'existe pas de groupe qui s'impose au même titre par ses caractères. Ainsi ont été établies de multiples classifications toujours plus ou moins arbitraires. C'est pourquoi peut-être HOFFMANN dans ENGLER et PRANTL s'est vu obligé de ranger toutes les Composées qui n'appartiennent pas aux Liguliflores dans la sous-famille des Tubuliflores, ramenant au simple rang de tribu la série des Labiatiflores sous le nom de Mutisiées. Pourtant l'on ne compte pas moins de douze tribus dans ce groupe dont les représentants sont innombrables. C'est dans l'établissement de ces tribus que les critères, déjà évoqués à propos des sous-familles dont on n'admet plus l'existence, sont à nouveau utilisés. Aucun de ces caractères, que ce soit l'homogamie ou l'hétérogamie, la forme des branches du style ou la morphologie des anthères, la présence de paillettes ou de soies sur le réceptacle, n'est suffisant à lui seul pour définir un groupe quelconque. Il fallut avoir recours à la combinaison entre eux de ces nombreux caractères et à l'élimination par la méthode dichotomique (dont l'utilisation convient mieux à l'établissement d'une classification artificielle qu'à celle d'une systématique que l'on veut naturelle), pour distinguer, par de savantes déductions, les douze tribus des Tubuliflores.

Quelle valeur accorder aux critères et à la systématique déduite ?

On serait tenté de ne leur attribuer qu'une valeur restreinte. Toutefois, les difficultés que présente la classification des Composées ont été évoquées plus haut ; elles ne permettent pas encore, dans l'état actuel de nos connaissances, l'élaboration d'une méthode vraiment naturelle ni vraiment objective.

Ainsi que l'écrivait R. SOUEGES (144) "Toute classification est une oeuvre, non de l'entendement, mais de jugement et de parti ; elle exige constamment l'effort volontaire pour décider, pour trancher,

non tout à fait arbitrairement, mais selon des règles ou des principes a priori comme dans le système naturel de LINNE, ou d'après des faits plus ou moins certains ou plus ou moins valables, comme les systèmes phylogénétiques modernes. J. HUTCHINSON a dû reconnaître que la délimitation des familles, des genres et des espèces était encore une question de tact personnel (personal idiosyncrasy). On ne s'étonnera donc pas, après de tels aveux, que les systèmes actuels restent encore des essais très incomplets et passent pour être, en très grande partie, conventionnels".

Cependant les nombreux travaux des systématiciens sont loin d'être dépourvus d'un grand mérite. En effet, il semble bien que quelques unes des tribus des Tubuliflores aient une réelle homogénéité et représentent des groupes dont la valeur phylogénétique n'est pas discutable. Ainsi la présence de fleurs bilabiées dans le capitule, qui caractérise la tribu des Mutisiées encore appelée Labiatiflores, est-elle bien un critère valable malgré l'existence de fleurs de même structure chez quelques rares espèces appartenant, comme le *Silybum Marianum Gaertn.*, à d'autres tribus. De même apparaissent bien définies les limites des Cinarées qui feront l'objet principal de notre étude.



Les Cinarées forment vraisemblablement le groupe le plus anciennement reconnu parmi les Composées ; en 1616, DODOENS (50) distinguait déjà une classe des Chardons. Si TOURNEFORT n'en fit pas mention, elles représentent un des trois ordres que A. L. de JUSSIEU distinguait dans les Composées. Après lui, tous les systématiciens ont admis ce groupe et, s'il est passé du rang de sous-famille, d'ordre, de série, à celui de tribu, l'unité qui lui a valu de s'imposer dans les diverses méthodes n'en a jamais été discutée.

Il est possible et même vraisemblable que les premiers auteurs, soucieux d'ordre et de méthode, rangèrent dans la même classe des Chardons toutes les plantes épineuses. Mais, s'il est vrai que c'est là un des caractères les plus apparents de ceux que l'on rencontre chez les Cinarées, il n'en est pas du tout le plus général ; il faut y voir, plutôt qu'un caractère existant à l'origine, une simple adaptation au milieu.

La présence de fleurs toutes tubuleuses, celles de la périphérie devenant parfois irrégulières et rayonnantes, les anthères qui sont agglutinées et sagittées, enfin, surtout et presque uniquement, le style divisé en deux branches papilleuses en dedans, renflé en dessous de

la bifurcation, sont, parmi les innombrables caractères décrits à propos des Cinarées, ceux qui permettent de les différencier nettement des autres tribus des Composées. Encore n'est-ce vrai que pour l'organisation du style. Le capitule, le périanthe, l'androcée de nombreuses espèces parmi les Tubuliflores présentent une grande similitude de structure.

La forme du style elle-même ne suffira pas à séparer les Cinarées des deux tribus voisines (les Calendulées et les Arctotidées) que DE CANDOLLE, après WALPERS, rangeait parmi les Cinarées. Dans ces deux tribus, en effet, le style est renflé en noeud comme chez les Cinarées. La présence de capitules radiés chez les Calendulées et les Arctotidées différenciait nettement autrefois ces deux tribus des Cinarées ; mais, étant donné l'importance secondaire que l'on accorde maintenant à ce caractère en systématique, il serait séduisant de reprendre la thèse de DE CANDOLLE et de ranger, dans le groupe des Cinarées, les deux tribus des Calendulées et des Arctotidées. Cependant, la structure du tégument séminal fait apparaître un caractère spécifique des Cinarées : l'allongement radial de l'épiderme sclérifié du tégument séminal. Ni les Calendulées, ni les Arctotidées ne possèdent cette structure particulière. Les recherches anatomiques de M. COL sur l'appareil sécréteur et celles de H. LAVIALLE sur le développement de l'ovaire en fruit confirment l'existence d'une unité dans le groupe des Cinarées, mais elles montrent les nombreuses affinités qui les relient aux tribus voisines.

La classification de DE CANDOLLE qui séparait onze groupes dans la sous-tribu des Cinarées semble, à l'heure actuelle, abandonnée : BAILLON, BENTHAM et HOOKER, HOFFMANN dans ENGLER et PRANTL s'accordent à ne considérer que quatre groupes parmi les Cinarées : les Echinopsidées, les Carduées, les Centaurées et les Carlinées ; quelques auteurs (123) ont pourtant voulu conserver la tribu des Silybées de DE CANDOLLE.

Mais il reste à faire entrer dans les cadres quelque peu rigides de cette classification un grand nombre de genres et d'espèces dont les affinités sont multiples et pour lesquels l'attribution d'une place bien nette demande sans doute plus d'intuition que de logique. Les mêmes caractères qui confèrent aux Composées leur très grande homogénéité les rendent évidemment très difficiles à séparer en groupes que l'on voudrait "naturels". Aussi l'étude de la phylogénie des Composées semble-t-elle fort délicate et n'a-t-elle donné lieu jusqu'à présent qu'à peu de travaux. Nous espérons que les études embryologiques faisant l'objet de notre travail permettront, s'ils ne peuvent les résoudre, d'élucider quelques uns de ces problèmes.

Avant d'aborder l'étude spéciale des Cinarées, nous envisagerons, d'une part, le cadre et la définition de l'embryologie et, d'autre part, quel peut être l'intérêt de son application à la systématique.

Une certaine ambiguïté demeure à propos du sens et des limites que l'on doit accorder à l'embryologie. Les anciens auteurs et K. SCHNARF (125) en particulier entendent par ce mot la science qui comprend l'étude de toutes les parties du végétal contribuant à la réalisation de la graine mûre. De nos jours, cette conception trop large et quelque peu imprécise est encore adoptée par la plupart des auteurs étrangers, mais il est beaucoup plus logique d'admettre que l'embryologie, ainsi que l'écrivaient R. SOUEGES et P. CRETE (166), "est et doit rester la science de l'embryon, c'est-à-dire, celle du sporophyte dans les tout premiers termes de son développement à partir de l'oeuf, jusqu'au moment où il cesse d'être un parasite sur le gamétophyte, jusqu'au moment, par exemple, où chez les Spermaphytes, il se sépare, avec la graine, de la plante qui l'a produit".

Pour bien comprendre l'importance de l'embryologie dans son application à la systématique, il nous faut revenir aux méthodes qui sont à la base de tout l'édifice de la classification.

Nous avons vu, à propos des Composées - c'est d'ailleurs la règle générale - que tous les systématiciens se sont appuyés sur des caractères surtout morphologiques et que toutes les difficultés rencontrées étaient dues à l'impossibilité de trouver un critère de valeur certaine lui assurant la prépondérance sur les autres. Nous laisserons à R. SOUEGES le soin d'exposer, en même temps que la faiblesse des résultats apportés par les caractères morphologiques, les raisons de la valeur d'un système fondé sur les sciences du développement.

"Il semble ressortir, en somme, de toutes ces tentatives effectuées pour trouver dans la morphologie, externe et interne, des caractères différentiels vraiment stables pouvant servir à la classification c'est-à-dire à la définition de la première collection d'individus, puis à celle de toute une série d'autres groupements, que les résultats obtenus n'ont pas donné jusqu'ici pleine satisfaction aux systématiciens, puisque ceux-ci se sont efforcés de pénétrer toujours plus avant dans l'étude des formes pour y trouver des assises qui semblent sans cesse se dérober au fur et à mesure qu'ils recherchent davantage les détails des structures".

"Ils commencent aujourd'hui à reconnaître que les formes, aussi bien celles qui se rattachent à la configuration extérieure des organismes, que celles qui revêtent les parties les plus secrètes, sont seulement des *résultantes*, qui traduisent le jeu de forces, en dernière analyse toutes extrinsèques, et pour la plupart fort variables" (144).

"Seules les sciences du développement peuvent donner la véritable définition des formes parce qu'elles apportent les preuves de la forme. Elles font connaître ces preuves en déterminant toutes les origines et toute la suite des transformations, toutes les règles selon

lesquelles les caractères se trouvent en étroite dépendance. L'ordre qu'elles introduisent dans les faits se base sur les rapports vraiment rationnels et les lois qu'elles établissent sont l'expression exacte de la vérité scientifique. On conçoit ainsi aisément que ces lois, plutôt que le simple énoncé de caractères morphologiques, puissent servir de critères, vraiment valables, pour la définition des groupes et constituent les principes directeurs les plus sûrs dans la recherche de l'enchaînement des organismes". (147).

Nous avons vu à propos des Composées que le mode de développement des gamétophytes ♂ et ♀ et du tissu de réserve séminal ne se prêtait pas à des applications systématiques d'un grand intérêt ; d'où l'utilité d'étudier avec le plus grand soin les formes successives que revêt l'embryon depuis l'oeuf jusqu'à l'état adulte, c'est-à-dire l'embryogénie des Composées. Cette science peut être utilisée dans son application à la systématique à deux fins différentes.

L'une consiste à définir les origines des Composées, à rechercher la place qu'il faut leur donner du point de vue taxinomique ; l'autre s'efforce de trouver, dans la famille, des divisions phylogénétiques que les caractères purement morphologiques, ainsi que nous l'avons vu, ne peuvent fournir.

J. VERNIN, à l'issue de ses travaux, confirmant les vues de P. CRETE (34), montre, en s'appuyant à la fois sur les données embryologiques et morphologiques, qu'il est pratiquement impossible, contrairement à l'opinion de certains systématiciens comme R. WETTSTEIN (198) de faire dériver les Composées des Campanulacées, et partant, de les inclure dans l'ordre des Campanales. Elles semblent présenter par contre une parenté plus proche avec certaines familles à côté desquelles d'anciennes classifications les plaçaient. C'est ainsi que J. VERNIN conclut "qu'il est plus rationnel au contraire de maintenir les Composées dans l'alliance des Astérales, avec les Valérianiacées et les Dipsacacées".

La position que devraient occuper les Composées chez les Phanérogames dans une classification strictement phylogénétique semble être une question que l'état de nos connaissances ne permet sans doute pas de résoudre actuellement. Cependant si l'on admet la prépondérance certaine des critères embryogéniques, il semble que le caractère primitif de son développement ne permette pas aux Composées de conserver la place privilégiée qu'elle occupe au sommet de la classification.

C'est à propos du *Senecio vulgaris* L. que R. SOUEGES (132) (133) exposa les lois du développement de l'embryon d'une Composée. Le Seneçon constitue, dans la classification périodique, le type représentatif du mégarchétype II dans la première période.

Chez le *Senecio vulgaris*, à partir d'une oospore se segmentant horizontalement, deux cellules superposées *ca* et *cb* (Pl. 1 fig. 1), l'une apicale et l'autre basale, prennent naissance. Par une division simultanée de ces deux éléments on obtient à la seconde génération une tétrade de la catégorie A2 (fig. 2) dans laquelle l'étage apical est représenté par deux cellules situées dans un même plan ; deux nouveaux étages *m* et *ci* unicellulaires et superposés proviennent de *cb*.

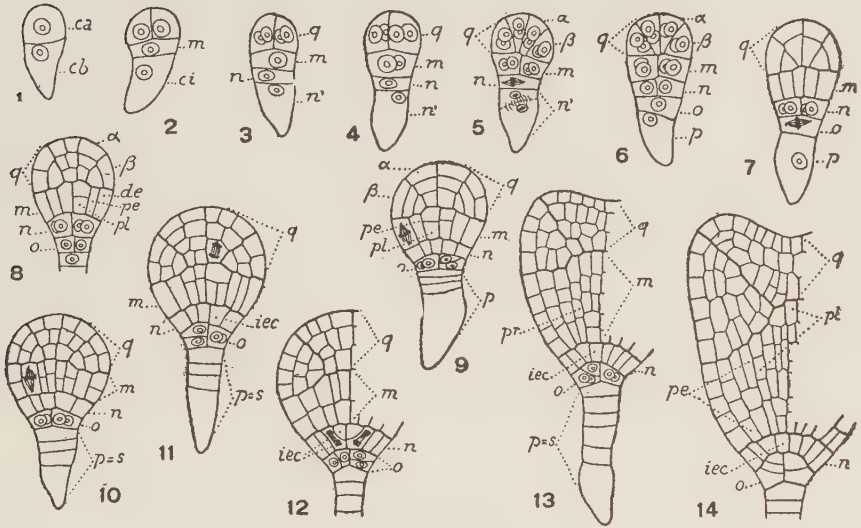


PLANCHE I

Embryogénie du *Senecio Vulgaris* L. Gr. : 150 (d'après R Souèges (157)).

A la troisième génération (fig. 3) des parois verticales donnent naissance dans l'étage apical à quatre quadrants identiques, régulièrement disposés autour de l'axe de l'embryon. En même temps, l'étage *n*, par une segmentation verticale, s'est divisé en deux cellules juxtaposées, tandis que l'élément *ci* par une paroi horizontale, isole les cellules *n* et *n'*. L'embryon octocellulaire ainsi formé est représenté par quatre étages superposés *q*, *m*, *n* et *n'*.

À la quatrième génération (fig. 5 et 6) tous les quadrants se segmentent de façon identique par une paroi anticline oblique partant de la membrane périphérique de l'embryon et venant s'insérer sur la paroi séparant les deux étages *q* et *m*. La division de ces deux cellules de l'étage *m* produit quatre éléments circumaxiaux, tandis que l'étage *n* par une segmentation verticale, donne naissance à deux élé-

ments juxtaposés. A partir de l'étage inférieur *n* se sont différenciées deux cellules superposées *o* et *p*. Cinq étages *q*, *m*, *n*, *o* et *p* caractérisent donc le proembryon diotocellulaire auquel ces divisions successives ont abouti.

Au stade de la quatrième génération l'équipollence des blastomères en provenance de *ca* et de *cb* est donc encore respectée, chacun ces éléments ayant fourni respectivement huit cellules.

La division des quadrants suivant le mode indiqué plus haut différencie quatre cellules centrales appliquées contre l'axe de l'embryon appelées cellules α et quatre cellules plus externes que l'on nomme les cellules β (fig. 5 et 6).

Des divisions périclinales séparent d'emblée dans les cellules α le dermatogène à l'extérieur (fig. 7). Les cloisons suivantes, également périclinales, donnent naissance à deux couches cellulaires qui se divisent par des parois radiales. Les éléments les plus voisins de l'axe fournissent le point végétatif de la tige, tandis que les plus éloignés peuvent entrer dans la construction de l'épiderme et du méristème cortical du cotylédon. Une première paroi verticale isole dans les cellules β le dermatogène (fig. 7) ; vers l'intérieur, des cloisons périclinales différencient les premiers éléments qui sont à l'origine du méristème vasculaire et du méristème cortical externe du cotylédon. (Fig. 9).

L'étage *m* de l'embryon à seize cellules donne naissance à l'hypocotyle. Le cloisonnement tangentiel deux fois répété des quatre cellules qui le constituent différencie, d'une part, le dermatogène (fig. 7) et d'autre part, le périblème et le plérome (fig. 8). Dans ce dernier des parois d'abord transversales puis verticales isolent extérieurement le péricycle. (fig. 9 à 13).

Les deux cellules que comprend l'étage *n* à la quatrième génération (fig. 6) se divisent rapidement par des segmentations médianes en quatre cellules circumaxiales (fig. 7). Leurs divisions verticales vont donner naissance à quatre cellules internes (fig. 11-12) qui sont à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire, tandis que les quatre éléments périphériques, par des segmentations le plus souvent tangentielles, contribuent à la formation des parties latérales de la coiffe (fig. 11-12).

La partie centrale de la coiffe provient des divisions successives, tant horizontales que tangentielles, des quatre cellules circumaxiales formées à partir de l'unique cellule qui représente l'étage *o* dans l'embryon à seize cellules (fig. 12-13).

L'élément *p* donne naissance à un suspenseur filamenteux composé d'une dizaine de cellules superposées ne présentant pas de différenciation spéciale.

Un tableau récapitulatif des lois du développement chez le *Senecio vulgaris* résume clairement ces résultats et confirme la position du *Senecio vulgaris* dans la première période de la classification embryogénique, comme type représentatif du mégarchétype II, défini par la formule :

$$cb = phy + icc + iec + co + s$$

La cellule basale donne naissance à la partie hypocotylée, aux initiales du cylindre central, aux initiales de l'écorce au sommet radiculaire, à la coiffe et au suspenseur.

Le savant italien E. CARANO (20) avait étudié quelques espèces de Composées, le *Bellis perennis* L., le *Calendula arvensis* L., l'*Helianthus annuus* L. et le *Cichorium Intybus* L. Si le développement de l'embryon dans ces espèces est, dans ses grandes lignes, semblable à celui du *Senecio vulgaris*, quelques différences de plus ou moins grande importance s'y rencontrent parfois.

D'après E. CARANO, chez l'*Helianthus annuus*, la division transversale de l'oospore fournit une cellule apicale et une cellule basale. La cellule apicale qu'il appelle A est à l'origine des quadrants d'abord, puis des cotylédons et du point végétatif de la tige. La cellule basale de l'embryon bicellulaire engendre, par une segmentation horizontale, deux éléments dont le supérieur, le segment B, donne naissance à la partie hypocotylée et aux initiales du cylindre central ; l'élément inférieur, en se divisant transversalement, isole vers le pôle supérieur de l'embryon le segment C qui fournira les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, tandis que la cellule basale formée différencie deux cellules superposées : l'une supérieure, le segment D, d'où provient la partie moyenne de la coiffe, l'autre, la "cellule méristématique", donnera la totalité du suspenseur.

Si l'on compare la terminologie du savant italien à celle de R. SOUEGES que l'on emploie actuellement, on s'aperçoit que les segments A, B, C et D correspondent respectivement aux étages *q*, *m*, *n* et *o*. De plus, les origines et les destinées de ces différents segments montrent la similitude totale des résultats des deux auteurs.

Chez le *Bellis perennis* l'origine des segments A, B et C permet de les assimiler aux étages *q*, *m* et *n* de R. SOUEGES. Mais, après la différenciation du segment C, la cellule "basale" donne naissance à deux cellules superposées dont la supérieure, méristématique, isole vers l'embryon, par une cloison horizontale, le segment D. On s'aperçoit alors que l'étage *o* correspond à cette cellule méristématique et que le segment D qui est à l'origine de l'assise calyptrogène n'est que la cellule fille supérieure de *o* ; par contre, la

TABLEAU RECAPITULATIF DES LOIS DU DEVELOPPEMENTChez le Senecio vulgaris L.I - PREMIERE GENERATION

Proembryon à deux cellules	(ca qui engendre pco + pvt
disposées en deux étages	) cb - - phy + icc + iec + co + s

II - DEUXIEME GENERATION

Proembryon à quatre cellules	(q qui engendre pco + pvt
disposées en trois étages	) m - - phy + icc
	(ci - - iec + co + s

III - TROISIEME GENERATION

Proembryon à huit cellules	(q qui engendre pco + pvt
disposées en quatre étages	) m - - phy + icc
	(n - - iec
	) n' - - co + s

IV - QUATRIEME GENERATION

Proembryon à seize cellules	(q qui engendre pco + pvt
disposées en cinq étages	) m - - phy + icc
	(n - - iec
	) o - - co
	(p - - s

cellule fille inférieure de *o* donne naissance à la partie supérieure du suspenseur.

Chez le *Calendula*, seuls les segments A et B sont identiques aux étages *q* et *m*. En effet, aussitôt après l'isolement du segment B, la cellule basale différencie vers le haut une cellule méristématique dont la division transversale donne directement les deux segments C et D.

Dans ce cas les lois du développement que nous avons relatées à propos du *Senecio vulgaris* ne sont plus respectées dès la troisième génération. Car c'est alors l'étage *n* qui est seul à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire et de la partie supérieure de la coiffe, l'étage *n'* ne donnant plus naissance qu'à quelques éléments du suspenseur.

Récemment J. VERNIN a publié les résultats des importantes recherches qu'il a entreprises à propos du développement de l'albumen et de l'embryon chez un certain nombre de Composées. Ses observations ont porté sur 22 genres et 28 espèces réparties tant parmi les Liguliflores que parmi les Tubuliflores. A l'issue de ces travaux, il a conclu à une homogénéité remarquable dans l'embryogénie de cette famille. En effet, d'après lui, tous les représentants qui ont fait l'objet de ses études suivent les lois du développement énoncées par R. SOUEGES à propos du *Senecio vulgaris*. S'il a rencontré quelques variations, elles ne portent que sur des points secondaires. C'est ainsi qu'il a remarqué parfois des différences dans la vitesse de segmentation des cellules de certaines régions de l'embryon : accélération, par exemple, du développement de la partie cotylée correspondant à un arrêt provisoire de celui de la partie hypocotylée. D'autre part, il rencontra chez certaines espèces des segmentations anormales de l'étage *q* dont les cloisonnements irréguliers empêchent de délimiter nettement les régions provenant des segments initiaux α et β . Mais, ainsi que l'écrit J. VERNIN, "c'est surtout au niveau de la cellule *o* que nous avons noté les variations les plus intéressantes. Il est incontestable dans certains cas, probable seulement dans d'autres, que cet élément engendre deux tétrades superposées et que, seule, la tétrade supérieure intervient dans la construction de la portion moyenne de la coiffe. Ce comportement de la cellule *o* est intéressant, mais il est apparemment assez peu répandu et sans effet sur le tableau des lois du développement, puisque, dans tous les cas, c'est la cellule *o* qui, à la quatrième génération, produit la région moyenne de la coiffe, soit directement, soit après avoir donné naissance à deux étages.

Il est intéressant de noter que, dans les quelques cas incontestables dont parle J. VERNIN, les destinées de l'étage *o* sont identiques à celles que CARANO a constaté pour le même étage *o* à propos du *Bellis*. Le mode d'édification de ces deux étages est certai-

nement distinct dans les deux cas. Chez le *Bellis* la différenciation des deux étages est très précoce puisqu'elle se produit à la première division de l'élément σ par une paroi horizontale. J. VERNIN, par contre, laisse entendre que les deux tétrades superposées ne tirent leur origine que de la segmentation horizontale des deux cellules juxtaposées provenant de la division primitive de σ . Cependant, les destinées des deux étages auxquels σ donne naissance sont rigoureusement semblables. Ainsi, pourrait-on rapprocher ces types de développement de celui du *Bellis*, et, bien que la différence qui existe entre ce type embryonomique et celui du *Senecio vulgaris* soit relativement peu importante, peut-être pourrait-elle servir à tirer des conclusions intéressantes en ce qui concerne les subdivisions des Composées.

Quelques auteurs ont observé, depuis, le développement embryogénique de diverses espèces de Composées. Ainsi P. CRETE (37) a fait une étude embryogénique du *Xanthium strumarium* L. Tous concluent à une genèse de l'embryon absolument conforme aux lois qui président au développement du *Senecio vulgaris*.

Il ne faudrait pourtant pas, à la suite de ces observations, se laisser entraîner à une généralisation sans doute trop hâtive. En effet, si l'indiscutable valeur scientifique de E. CARANO ne permet pas de douter de l'exactitude des résultats qu'il rapporte à propos du *Bellis* et du *Calendula*, le fait que l'on n'ait jamais retrouvé depuis lors des développements semblables dans aucune autre espèce de Composées pourrait faire croire qu'il ne s'agit là que d'une exception dont la portée ne serait que secondaire.

Cependant, il ne faut pas oublier que, parmi les quelques vingt mille représentants des Composées, seules quelques dizaines ont été étudiées du point de vue embryogénique avec toute la rigueur nécessaire. Des onze tribus qu'HOFFMANN (64) dans ENGLER et PRANTL distingue dans les Tubuliflores, trois n'ont donné lieu à aucune investigation relative au développement de l'embryon : les Veroniées, les Eupatoriées, les Arctotidées. L'importance de ces tribus, quant au nombre de leurs représentants n'est évidemment pas niable. Elles présentent un grand intérêt systématique, les unes par l'unité que leur confère une distribution géographique bien précise, les autres, par la présence de caractères morphologiques très nets qui leur attribuent une certaine homogénéité. La valeur de ces caractères peut toujours être discutée, mais l'homogénéité n'en existe pas moins.

De plus, certaines tribus n'ont pu être que très imparfaitement étudiées. Ainsi les Calendulées qui comprennent cependant l'espèce où E. CARANO remarqua la plus notable différence, ont-elles été presque complètement délaissées. Seul, VERNIN a porté ses

investigations sur le *Dimorphotheca pluvialis* Moench. . Malheureusement les quelques stades de développement qu'il put observer, ne permettent pas de se rendre compte de façon suffisamment claire si l'embryogénie du *Dimorphotheca* répond au type du *Senecio* ou à celui du *Calendula*.

J. VENKATESWARLU et H. MAHESWARI DEVI (188) ont aussi publié, en 1955, des études sur le développement embryogénique de quelques espèces de la tribu des Héléniées. Si toutes les espèces envisagées, *Tagetes patula* L., *Gaillardia picta* Sweet., *Flaveria australasica* Hook., semblent bien présenter un développement embryogénique se rattachant au type embryonomique du *Senecio vulgaris*, il est cependant impossible, d'après les seuls résultats publiés de se faire une idée exacte du développement de chacune de ces espèces.

Il en est ainsi pour la tribu des Cinarées ; les quelques figures représentées par J. VERNIN ne donnent qu'une idée trop générale des lois auxquelles répondent les développements des *Centaurea Cyanus* L. et *Jacea* L.

On peut donc penser qu'il est difficile, ou même impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'affirmer l'existence d'un type unique de développement chez les Composées. Se rattachant probablement au type fondamental de façon étroite, faisant même partie d'une seule famille embryogénique, des types présentant des variations de l'ordre de celles du *Calendula* devaient exister ; peut-être leur répartition allait-elle permettre de trouver des solutions aux nombreux problèmes qui se posent encore à propos de la phylogénie des Composées.

C'est dans ce but que nous nous sommes attaché à définir les lois du développement de l'embryon chez un certain nombre d'espèces réparties surtout dans les Cinarées et, accessoirement, dans quelques autres tribus.

Nos premières recherches sur le développement de l'embryon chez le *Carduus nutans* L. (102) ont d'ailleurs confirmé notre opinion ; nous avons pu, en effet, mettre en évidence l'existence d'un type embryonomique nouveau, différent de tous ceux qui avaient été décrits jusqu'à présent, mais se rattachant cependant une fois de plus à la famille embryogénique du *Senecio vulgaris*.

TABLEAU

DES ABREVIATIONS UTILISEES POUR LES FIGURES

a :	antipodes
ai :	assise interne du tégument
al :	albumen
ca :	cellule apicale du proembryon bicellulaire
cb :	cellule basale du proembryon bicellulaire
ci :	cellule-fille inférieure de la cellule basale cb
co :	coiffe
de :	dermatogène
e :	embryon
icc	initiales du cylindre central de la racine
iec :	initiales de l'écorce de la racine
m :	cellule-fille inférieure de la cellule basale cb
n :	cellule-fille supérieure de la cellule ci
n' :	cellule-fille inférieure de la cellule ci
ns :	noyau secondaire
o :	cellule-fille supérieure de la cellule n'
oo :	oospore
p :	cellule-fille inférieure de la cellule n'
pco :	partie cotylée <i>sensu stricto</i>
pe :	périblème
phy :	partie hypocotylée ou hypocotyle
pl :	plérôme
pvt :	point végétatif de la tige ou épicotyle
q :	quadrants
s :	suspenseur
sy :	synergides

I

ETUDE SPECIALE DU DEVELOPPEMENT DE L'EMBRYON
CHEZ UN CERTAIN NOMBRE DE COMPOSEES

A. - SOUS-FAMILLE DES TUBULIFLORES

TRIBU DES EUPATORIEES

GENRE *Eupatorium**Eupatorium Ayapana* Vent.

Quelques travaux concernant la formation de l'albumen sont les seules connaissances embryologiques que nous possédions sur la tribu des Eupatoriées. L'embryogenèse de ce groupe étant complètement inconnue, il nous a semblé utile d'en étudier quelques représentants. C'est au genre *Eupatorium* que nous nous sommes adressé.

Les figures de la planche II retracent le développement de l'embryon de l'*Eupatorium Ayapana*. Il ne nous a pas été donné d'assister à la première division de l'oosphère. Cependant, la tétrade en T de la catégorie A_2 que nous représentons sur la figure 1 implique l'existence d'une segmentation initiale de l'oeuf par une paroi horizontale. Les figures suivantes nous font assister à la formation des quadrants (fig. 2 et 3) tandis que l'embryon figuré en 4 possède déjà une paroi anticline à l'intérieur de l'étage q .

Ainsi l'édification des étages semble-t-elle tout à fait conforme à celle qui a été décrite à propos du *Senecio vulgaris* et, dans la fig. 6, on observe l'organisation très classique d'un embryon de type *Senecio*.

Mais les cloisons obliques des deux cellules de l'étage n du proembryon figuré en 5 expriment clairement la dissemblance qui existe entre le mode de développement de l'*Eupatorium Ayapana* et celui du *Senecio*. La division des blastomères de l'étage n s'effectue le plus souvent assez tardivement, comme le montrent les dessins 7 - 8 - 9 et 11. Cette séparation de la couche n en deux étages superposés peut même se produire seulement au moment où paraissent les premières ébauches cotylédonaires. (fig. 14).

Les destinées des assises de l'embryon ne peuvent plus alors être semblables à celles du *Senecio vulgaris*. En effet, si l'étage *q* forme toujours la partie cotylée et le point végétatif, tandis que l'assise *m* est encore à l'origine de l'hypocotyle, la couche *n* devient une hypophyse véritable donnant naissance à la fois aux initiales de l'écorce au sommet radulaire par son assise supérieure, et au primordium de la coiffe par l'inférieure. L'élément *o* fournit la partie externe de la coiffe. La cellule *p* prend part à la formation d'un suspenseur filamenteux composé de nombreuses cellules.

Le type embryonomique de l'*Eupatorium Ayapana* s'écarte de celui du *Senecio* et ressemble étroitement à celui que CARANO décrit le premier à propos du *Calendula arvensis*.

La figure 13 représente un sac embryonnaire d'*Eupatorium Ayapana* quelque temps après la fécondation. On distingue facilement l'embryon au milieu d'un albumen cellulaire. La position anormale qu'occupe l'embryon est surtout remarquable par le fait que ce caractère est constant dans cette espèce. Habituellement le jeune proembryon s'insère sur la paroi du sac face à la fente micropylaire ; chez l'*Eupatorium Ayapana* au contraire l'embryon s'insère assez loin du micropyle face aux cellules du tapis, mais l'axe de l'embryon restant perpendiculaire au plan de la première division, le proembryon se développe normalement à l'axe du sac embryonnaire et vient bientôt s'appuyer sur la partie opposée du sac comme le montre la figure 13. Il semble cependant qu'à un stade plus âgé l'embryon se redresse car on ne rencontre que rarement (fig. 12) des embryons dont le suspenseur ne soit pas dans l'axe du sporophyte.

Eupatorium cannabinum L.

La planche III réunit les premiers stades du développement embryonnaire de l'*Eupatorium cannabinum*. A partir d'un proembryon bicellulaire (fig. 13) formé par la division de l'oeuf à l'aide d'une paroi horizontale, la segmentation simultanée des deux éléments *ca* et *cb* donne naissance à une tétrade en T de la catégorie *A*₂ (fig. 14). Les mitoses suivantes provoquent la formation des quadrants, puis des octants caractéristiques des Composées et des différents étages *m*, *n*, *o* et *p* comme le montrent les figures 15 - 16 - 17 - 18 - 19 - 20 et 21. Dès lors, les assises principales sont individualisées, mais il est encore impossible de se faire une idée exacte des destinées des divers éléments ; cependant, les figures 22 et 23 montrent une tendance de l'assise *n* à prendre une grande importance.

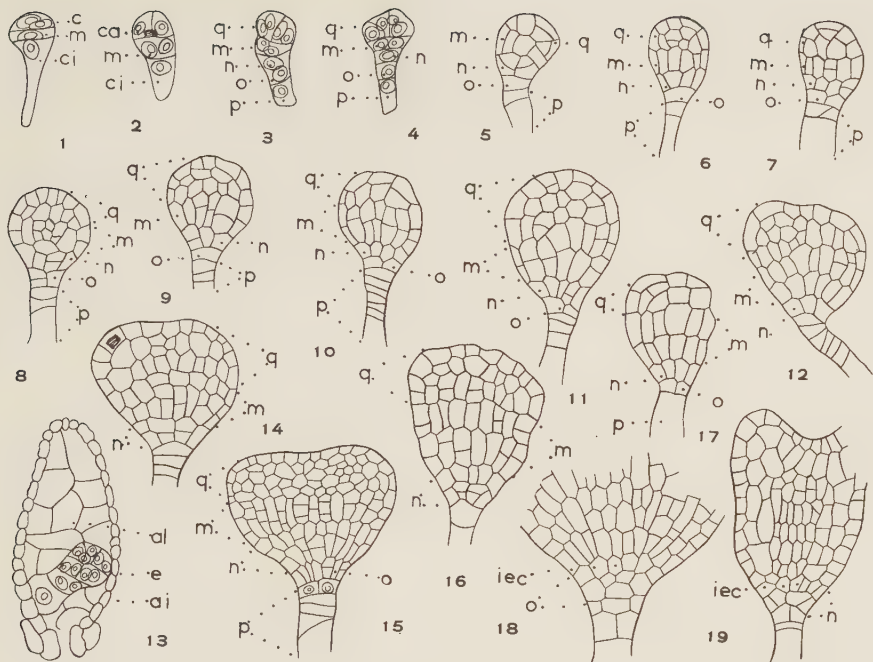


PLANCHE II

Fig. 1 à 14 et 19. *Eupatorium Ayapana* Vent. Les étapes caractéristiques du développement embryonnaire. Fig. 16 et 17. *Eupatorium cannabinum* L. Fig. 15 et 18. *Gerbera Jamesoni* Bolus. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 14 et 16-17 ; 150 pour les figures 15, 18 et 19.

Malheureusement nous n'avons pu obtenir que deux embryons plus âgés (planche II, fig. 16 et 17). Comme il est rigoureusement impossible, au seul vu de ces deux embryons, de définir les destinées des différents étages, nous avons dû admettre la similitude de développement des deux espèces voisines : *Eupatorium Ayapana* Vent. et *Eupatorium cannabinum* L. Aucun caractère embryologique ne s'oppose à ce rapprochement et les deux dessins 16 et 17 s'interprètent ainsi parfaitement.

Nous admettrons donc que les destinées sont semblables à celles que nous avons trouvées à propos du développement de l'*Eupatorium Ayapana*.

TRIBU DES INULEES

GENRE *Helichrysum*.

Helichrysum Staechas D C.

Aucune espèce de la tribu des Inulées n' avait donné lieu à une étude embryogénique approfondie. Les seules données embryologiques que nous possédions sur cette tribu sont exposées par J. VERNIN (190). Elles montrent l'existence d'une grande irrégularité dans le mode de développement de l'albumen des *Antennaria* et des *Gnaphalium*.

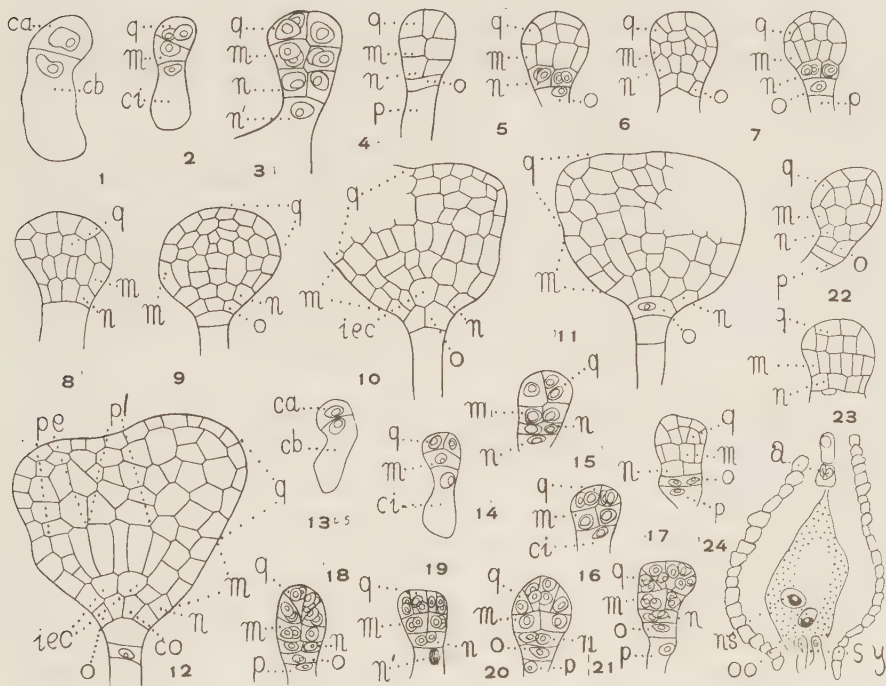


PLANCHE III

Fig. 1 à 12. *Helichrysum Staechas* D C. Les principaux stades du développement de l'embryon. Fig. 13 à 24. *Eupatorium cannabinum* L. Les premiers termes du développement de l'embryon. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 23 ; 150 pour la fig. 24.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence avec certitude le type de développement de l'albumen de l'*Helichrysum Staechas*. En effet, il ne nous a pas été donné d'assister à la division du noyau secondaire après la fécondation ; cependant, l'albumen est déjà cellulaire quand il ne comporte que huit noyaux environ alors que l'embryon se trouve encore au stade bicellulaire (Planche III fig. 1). Deux bipartitions simultanées engendrent une classique tétrade en T de la catégorie A₂ (fig. 2). La figure 3 montre un embryon plus âgé dans lequel on observe une diminution dans la puissance de division des blastomères issus de la cellule apicale *ca*. Ainsi la loi des nombres ne se trouve-t-elle plus respectée dans ce cas. L'édification des différents étages se poursuit ensuite suivant le processus général que R. SOUEGES a décrit à propos du *Senecio* : apparition de cloisons anticlines (fig. 4) qui séparent les quatre quadrants circumaxiaux en huit octants juxtaposés parmi lesquels on distingue les octants centraux α et les périphériques β . Des parois périclinales séparent ensuite le dermatogène (fig. 5) tandis que s'édifient les étages inférieurs *m* et *n* selon les règles générales des Composées (fig. 5-6-7-8-9). L'embryon représenté en 10, où se devinent déjà les ébauches cotylédonaire ne laisse aucun doute sur la place qu'il faut assigner aux différents étages cellulaires ; le précédent (fig. 9) montre nettement l'apparition d'un cloisonnement transversal des cellules de la couche *m* il est donc normal de voir sur le dessin 10 un étage *m* comportant deux assises superposées ; les éléments inférieurs *n*, *o* et *p* se retrouvent alors aisément.

L'examen des deux embryons plus âgés représentés en 11 et 12 confirme notre interprétation et permet de définir les destinées respectives des différents étages. La couche *q* engendre les cotylédons et le point végétatif, l'assise *m*, où l'on voit déjà se différencier le périblème et le plérome, fournit l'hypocotyle. L'élément *n* est à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire, tandis que l'étage *o* produit le primordium de la coiffe ; la cellule *p* donne naissance à un suspenseur filamenteux à cellules lâches.

Le type embryonomique de l'*Helichrysum Staechas* est donc absolument semblable à celui du *Senecio vulgaris*.

TRIBU DES CALENDULEES

GENRE *Calendula*

Calendula officinalis L.

C'est en étudiant une espèce du genre *Calendula*, le *Calendula arvensis* L., que E. CARANO découvrit l'existence d'un type embryonomique distinct de celui du *Senecio vulgaris*. Il nous a donc semblé intéressant de rechercher le mode de développement des embryons appartenant aux espèces voisines du *Calendula arvensis*. C'est ainsi que notre choix s'est naturellement porté sur l'espèce la plus proche : le *Calendula officinalis*.

Nous n'avons pas pu malheureusement examiner les tout premiers stades de multiplication de l'embryon. Les mitoses des premières divisions de l'oeuf semblent particulièrement rapides ; ce comportement, malgré les très nombreuses coupes que nous avons faites, nous a empêché d'observer des embryons plus jeunes que celui figuré en 1.

Cependant, bien que cet embryon ait atteint déjà le stade des quadrants, la disposition de ses étages démontre l'existence d'une tétrade en T de la catégorie A₂. Les embryons suivants (fig. 2 - 3 - 4) nous font assister à une accélération importante de la vitesse de segmentation des blastomères dans les étages *m* et *ci* ; au contraire, ceux des quadrants se multiplient très lentement. Ainsi se différencient les étages *u*, *o* et *p*, le suspenseur, qui est déjà filamenteux, n'a pas encore pris le grand développement que nous évoquerons plus loin.

La comparaison de la dimension des deux éléments immédiatement inférieurs à l'étage *m* (fig. 3) et de la cellule *o* pourrait déjà permettre d'expliquer l'origine de ces segments. Ceux-ci pro-

viendraient de la division du blastomère *n* par une paroi horizontale ; l'examen des figures suivantes 4, 5 et 6 confirme cette hypothèse.

A ce stade, la vitesse de segmentation des blastomères est très réduite par rapport à celle qui existe chez le jeune sporophyte ; aussi avons-nous pu observer de très nombreux embryons présentant ce cloisonnement initial de l'élément *n*

En même temps, des parois anticlines se forment dans l'étage *q* (fig. 5-6-7) suivies rapidement de l'apparition des premières cloisons périclinales. L'édification de cette assise est donc absolument conforme à celle que l'on observe chez tous les embryons des Composées.

Des parois verticales (fig. 8) isolent dans l'étage *m* le dermatogène, le périblème et le plérome ; les cellules de cette couche se sont déjà fortement allongées dans le sens de l'axe de l'embryon, et cet étage prend alors une importance relativement considérable dans les embryons du *Calendula officinalis* (fig. 8 - 10) ; la division de ces cellules par des parois transversales provoque la formation de deux couches cellulaires que nous retrouverons régulièrement dans



PLANCHE IV

Fig. 1 à 20. *Calendula officinalis* L. Les principales étapes du développement embryonnaire. Gr. : 245 pour les fig. de 1 à 13 ; 150 pour les fig. de 14 à 20.

les embryons plus âgés ; ceci nous permettra de définir très nettement les limites à accorder à cet étage ; il faudra pourtant tenir compte de l'apparition tardive de cloisonnements horizontaux supplémentaires ; si ceux-ci tendent à détruire l'ordonnance classique des deux couches cellulaires, on peut cependant retrouver les limites de ces deux assises initiales (fig. 16-17).

Nous nous arrêterons plus longuement sur la formation de l'étage *n*. Nous avons déjà vu naître deux éléments superposés à partir du blastomère initial *n* ; leur mode d'édification semble assez régulier. Une paroi verticale formée par la division du segment supérieur, sépare deux cellules juxtaposées (fig. 8 - 10 - 11 - 14) ; ; l'embryon figuré en 13 montre un étage *n* divisé par une paroi oblique. Cette disposition, que nous avons observée une seule fois dans cette espèce, semble exceptionnelle.

On assiste rarement à la division presque simultanée des deux couches, ainsi que le représente la figure 9 ; au contraire, l'assise inférieure ne se divise que lorsque l'embryon a pris un développement beaucoup plus important (fig. 15-16), et le nombre de ses cellules demeure toujours très faible ; les deux segments restent donc parfaitement distincts l'un de l'autre ; les cellules de l'assise supérieure ne se divisent presque jamais transversalement et la couche ne présente ainsi qu'une seule assise de cellules juxtaposées, ce qui permet de la distinguer parfaitement sur des embryons plus âgés.

Les étages *o* et *p* se divisent très peu et ne donnent naissance qu'à quelques cellules superposées.

Les destinées des différents étages de l'embryon du *Calendula officinalis* peuvent être maintenant définies avec certitude.

L'étage *q* donne classiquement naissance à la partie cotylée et au point végétatif. L'assise *m* est à l'origine de toute la partie hypocotylée. Les deux couches superposées de l'élément *n* fournissent deux régions distinctes de l'embryon : la supérieure engendre les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, l'inférieure, le primordium de la coiffe. Ainsi le segment *n* peut-il être considéré comme une hypophyse véritable (fig. 17 - 18 - 19).

Les deux étages *o* et *p* produisent un suspenseur à cellules lâches, filamenteux et particulièrement long prolongeant un haustorium qui se forme dans la région micropylaire ; la figure 14 représente un sac embryonnaire de *Calendula officinalis*, à l'intérieur duquel on remarque, au milieu d'un albumen cellulaire, l'embryon et son suspenseur terminé par la cellule à fonction haustoriale.

L'origine de celle-ci a été déjà longuement étudiée. TULASNE (180) l'attribue à une cellule du suspenseur fortement agrandie, puis W. HOFMEISTER (65) et F. H. BILLINGS (15) en font une synergide ayant pris un développement considérable. E. CARANO reprend les conclusions de HOFMEISTER. DAHLGREN (43-44) qui étudia longtemps cette question adoptera enfin en 1934 les résultats des auteurs précédents : "Sans aucun doute, écrit-il, c'est une synergide qui s'est développée d'une façon inhabituelle".

L'embryogénie du *Calendula officinalis* est donc parfaitement identique à celle que E. CARANO publia à propos du *Calendula arvensis*. Si l'on compare, en effet, la terminologie du savant italien à celle qui est actuellement utilisée, on voit que les deux segments A et B de CARANO correspondent aux deux étages *q* et *m* de plus, il faut assimiler la cellule basale de CARANO à l'élément *c*₁ qui sépare deux blastomères superposés *n* et *n* dont le supérieur *n* donne naissance aux deux étages C et D de CARANO. Nous retrouvons ces derniers dans l'embryon du *Calendula officinalis* avec des destinées semblables à celles que CARANO leur attribua.

Le genre *Calendula* possède donc un type embryonomique particulier ; il se caractérise par l'existence d'une hypophyse véritable qui se forme au dépens de l'élément *n*, contrairement à celle que nous rencontrerons chez le *Carduus nutans* qui provient du segment *o*. La concentration des potentialités constructives de l'embryon du *Calendula officinalis* vers le pôle apical de l'embryon est donc plus marquée chez le *Calendula officinalis* que chez le *Carduus nutans*. On pourrait en déduire une évolution plus poussée du premier.

Il nous a été donné d'assister à un cas curieux de polyembryonie chez le *Calendula officinalis* (fig. 20) ; l'origine de ces deux embryons noyés au milieu d'un albumen abondant est extrêmement difficile à établir ; il semble bien qu'ils ne seraient pas parvenus à prendre beaucoup de développement en raison de la faible densité de leur cytoplasme. Cependant, en dehors de l'intérêt purement tératologique, il serait très intéressant de savoir si des embryons ont pu prendre naissance dans certaines conditions à partir de cellules qui ne sont pas normalement destinées à cette fonction. Dans le cas présent, il est assez tentant d'imaginer que le développement de ces deux embrvons s'est produit à partir de cellules d'albumen, ce qui tendrait à laisser croire que toutes les cellules renfermées dans le sac embryonnaire posséderaient chacune les potentialités nécessaires à la construction d'un embryon.

GENRE *Dimorphotheca* . -

Dimorphotheca pluvialis Moench .

L'étude de l'embryogénie du *Dimorphotheca pluvialis*, ébauchée par J. VERNIN qui représente quelques stades du développement de l'embryon dans son ouvrage sur les Composées, nous a semblé particulièrement digne d'intérêt.

Il nous a paru utile de rechercher dans ce groupe des Calendulées un genre voisin de celui du *Calendula* afin d'en étudier l'embryogénèse ; la comparaison ultérieure des types embryonomiques du *Calendula* et du *Dimorphotheca* permettront sans doute de tirer des conclusions mieux fondées sur l'unité de la tribu des Calendulées.

Les difficultés inhérentes à ce genre de recherches commencent lorsque nous vîmes qu'après de très nombreuses coupes il était pratiquement impossible d'obtenir un stade antérieur à celui de la fig. 1, Planche V. Mais cette classique tétrade en T de la catégorie A_2 implique indubitablement l'existence d'une première division horizontale de l'oeuf. Le développement suit alors le schéma classique de l'embryogénèse des Composées jusqu'à la formation des parois anticlines de l'étage *q* (fig. 5.). Un seul embryon (fig. 4) semble aberrant à première vue ; mais il faut l'interpréter comme un phénomène de polyembryonie. Chacun des blastomères initiaux *ca* et *cb* semble parfois posséder les mêmes potentialités et va se développer comme un embryon distinct. Aussi peut-on penser qu'à l'étage *o* de cet embryon correspondra la cellule *ca* d'un embryon inférieur. Ces deux embryons se séparent plus tard et semblent donner, comme nous l'avons plusieurs fois observé, deux embryons superposés et parfaitement viables.

A partir de la figure 6 l'interprétation des figures devient beaucoup plus délicate. Cependant, de patientes et nombreuses recherches nous ont conduit à penser que le type embryonomique du *Dimorphotheca pluvialis* était identique à celui du *Calendula* par ses destinées, bien que l'agencement et le mode d'édification des différents étages soient irréguliers et le plus souvent distincts de ceux que l'on rencontre chez le *Calendula*.

C'est ainsi qu'il faut voir dans l'embryon figuré en 6 un étage *n* formé de deux blastomères superposés ; de même, la figure 7 montre un embryon dans lequel l'existence d'une paroi horizontale séparant l'assise *n* n'est pas douteuse.

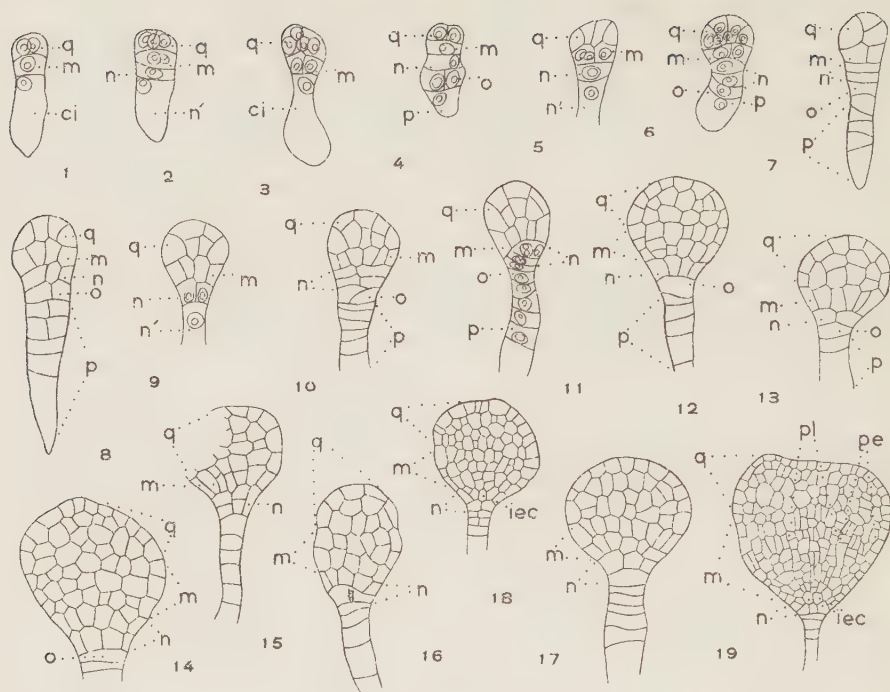


PLANCHE V

Fig. 1 à 19. Embryogénie du *Dimorphotheca pluvialis* Moench.
Gr. : 245 pour les figures 1 à 17 ; 110 pour les figures 18 et 19.

Pourtant l'embryon représenté en 8 semble ne pas comporter un étage *n* à deux assises. Il en est de même pour l'embryon dessiné sur la figure 9 qui contredirait catégoriquement notre hypothèse si nous n'avions pas observé maintes fois des embryons semblables à celui que nous avons dessiné sur la figure 10. Les deux parois horizontales séparant les cellules juxtaposées de la couche *n* prouvent l'édification de deux assises distinctes à partir de l'élément *n* ; celle-ci peut être tardive (fig. 10) ou initiale (fig. 6 et 7), mais elle n'existe pas moins d'une façon régulière. Nous avons représenté à dessein les embryons dont l'interprétation est la plus délicate, à seule fin de montrer toutes les possibilités d'agencement des différents étages dans une espèce où le mode de construction des étages n'est pas absolument fixé et où seules semblent absolues les lois présidant aux destinées des blastomères. C'est ainsi que l'embryon représenté en 15 montre la formation de deux assises à l'intérieur de *n* à un stade très avancé ; on comprend mieux alors les embryons qui précèdent (fig. 12 et 13).

Les destinées des différents étages semblent maintenant très claires ; à l'étage *q* correspond la partie cotylée et le point

végétatif ; l'assise *m* donne naissance à la partie cotylée et l'élément *n* joue le rôle d'une hypophyse véritable, l'étage supérieur engendrant les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et l'étage inférieur donnant naissance au primordium de la coiffe. Les éléments *o* et *p* fournissent un suspenseur long et filamenteux ; cependant, malgré sa longueur, il ne peut pas être comparé à celui que l'on observe chez le *Calendula* et semble bien constitué uniquement par les cellules du sporophyte.

Ainsi le type embryonomique du *Dimorphotheca* peut-il être rapproché étroitement de celui que CARANO exposa à propos du *Calendula officinalis*.

TRIBU DES CINAREES

Sous-tribu des Carlininées

GENRE *Carlina*

Carlina acaulis L.

Il ne nous a pas été possible d'obtenir, dans cette espèce, de stades embryonnaires plus jeunes que celui de la figure 1, Planche VI ; c'est une tétrade en T de la catégorie A_2 , semblable à celle de toutes les Composées. Dès ce moment nous avons pu suivre pas à pas l'embryogenèse du *Carlina acaulis*. Les vitesses de segmentation des blastomères sont relativement faibles, et nous avons pu observer de nombreuses mitoses.

A partir de cette tétrade, la division simultanée des deux blastomères du segment *ca* (fig. 2 - 3 - 4 - 5) donne naissance à des quadrants formés de quatre cellules circumaxiales. La cellule *m* produit deux cellules juxtaposées (fig. 3-4) tandis que l'élément *ci* sépare à l'aide d'une paroi transversale les deux blastomères *n* et *n'* (fig. 2 - 3 - 5 - 6).

On obtient alors un embryon octocellulaire qui répond parfaitement à la loi des nombres et dont la genèse est strictement conforme aux lois du développement du *Senecio vulgaris*. L'embryon représenté en 8 est le seul, parmi tous ceux que nous avons étudiés, à ne pas suivre le mode d'édification classique ; une cloison anticline s'est formée avant l'apparition des quadrants et la paroi séparant les deux éléments *n* et *n'* est légèrement oblique. Ce comportement unique semble accidentel, car jamais la structure d'un embryon plus âgé n'a pu laisser croire à l'existence d'un mode d'édification semblable à celui que nous venons de décrire.

Il faut noter ici les variations que l'on observe dans la taille des embryons du *Carlina acaulis*. Ce phénomène, assez peu fréquent chez les autres Composées, prend dans ce cas une certaine importance quand on sait que des différences du simple au double chez des embryons de même stade sont fréquentes (fig. 7 - 10 - 15).

C'est à partir des quadrants qu'apparaît un caractère très particulier. Chez les Composées, les quadrants se segmentent habituellement par une paroi oblique, s'insérant sur la membrane séparant les deux étages *q* et *m* à proximité de l'axe, et venant s'attacher sur la membrane périphérique. De telles parois sont dites anticlines. Dans l'embryon du *Carlina acaulis* (fig. 9 - 10 - 11 - 12) l'insertion des parois séparant les octants se fait non plus sur la membrane limitant les deux étages *q* et *m* mais sur les cloisons verticales séparant les quadrants. Ces parois viennent s'attacher normalement sur la membrane périphérique de l'embryon.



PLANCHE VI

Fig. 1 à 29. *Carlina acaulis* L. Les principaux termes du développement proembryonnaire. Gr. : 210.

Ainsi, l'organisation caractéristique des octants du *Senecio vulgaris*, formée de deux séries de prismes à disposition croisée, n'existe plus chez le *Carlina acaulis* on retrouve dans ce cas deux couches superposées de quadrants (fig. 13 - 14) ; l'inclinaison de ces membranes peut être plus ou moins importante ; soit très grande (fig. 20), soit nulle (fig. 13 et 14). Il existe aussi quelques embryons chez lesquels on retrouve la disposition classique des octants du *Senecio vulgaris* (fig. 15 - 19) ; mais ce ne sont que des exceptions.

Les divisions successives qui vont se produire dans l'étage *q* laissent presque toujours apparaître l'existence de deux couches cellulaires distinctes, l'une provenant de l'assise supérieure des octants, l'autre de l'assise inférieure. Dans certains cas (fig. 20 - 23 - 25) on pourrait penser à l'existence d'une épiphyse, mais l'examen de très nombreuses coupes infirme cette hypothèse.

Les étages *m*, *n*, *o* et *p* s'édifient d'une manière très conforme au schéma général que nous décrirons à propos du *Carduus nutans*. En effet, chez le *Carlina acaulis*, l'importance prise par l'étage *n* ne laisse pas de doute quant à sa participation à l'édification de la zone inférieure de l'hypocotyle (fig. 28, 29, Planche VI, et 9 et 11, Planche VII). L'assise *o* ne se divise que très tardivement ; les embryons figurés en 28 et en 29, Planche VI, ne montrent encore que deux cellules dans cet étage ; il faut attendre les fig. 11 et surtout 15, Planche VII, correspondant à des stades assez âgés du développement embryonnaire, pour voir apparaître des cloisonnements plus nombreux. L'embryon représenté en 15 est très démonstratif : l'étage *o* se sépare en deux couches superposées que nous retrouvons d'ailleurs sur l'embryon figuré en 12 qui est nettement plus âgé.

Les destinées des différents étages sont conformes à celles que nous observerons souvent chez les Cinarées : l'étage *q* fournit le point végétatif et la partie cotylée ; l'hypocotyle provient à la fois des assises *m* et *n*, tandis que la couche *o* joue le rôle d'une hypophyse véritable, donnant naissance en même temps aux initiales de l'écorce au sommet radicaire, et au primordium de la coiffe. L'étage *p* fournit un suspenseur court à cellules lâches.

L'embryon du *Carlina acaulis* se rattache donc étroitement par ses destinées au type embryonomique du *Carduus nutans* : il s'en distingue cependant par son mode spécial de construction des octants.

GENRE *Xeranthemum**Xeranthemum annuum* L.

A partir d'une tétrade en T de la catégorie A₂ (fig. 1 Plan-

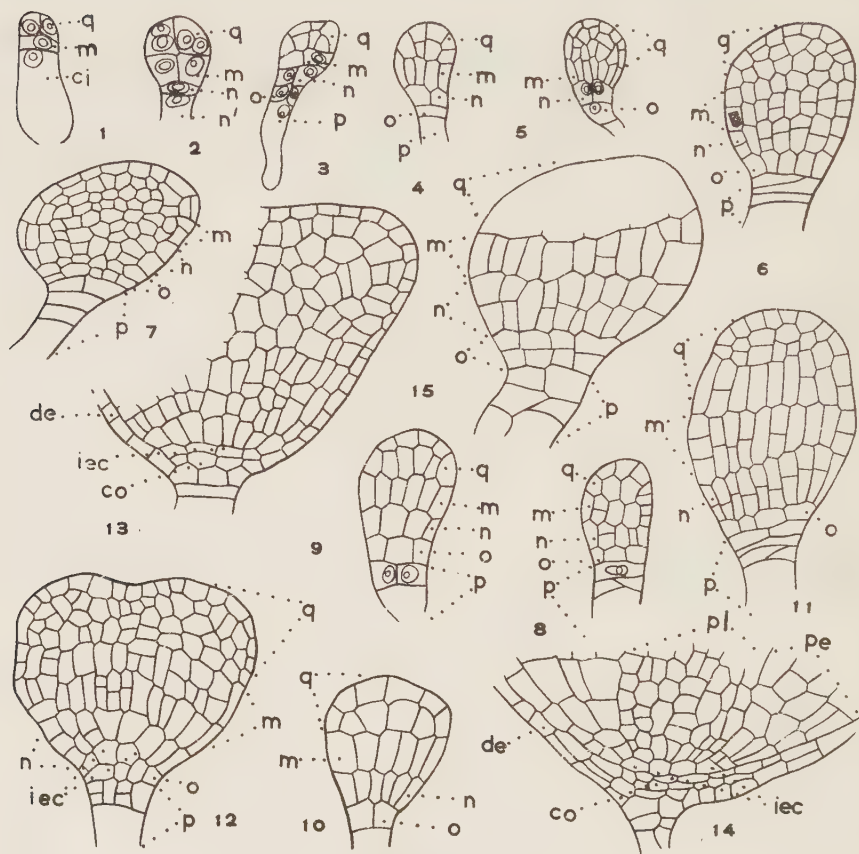


PLANCHE VII

Fig. 1 à 8. *Xeranthemum annuum* L. Stades caractéristiques du développement de l'embryon. Fig. 9 à 15. *Carlina acaulis* L. Les dernières étapes du développement de l'embryon. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 6 et 8 à 10 ; 150 pour la fig. 7 et les fig. 11 à 15.

che VII), nous assistons (fig. 2) à la formation des quadrants. A ce stade, l'équipollence des blastomères est parfaitement conservée ; les embryons suivants (fig. 3 - 4 - 5) montrent une embryogenèse très régulière conforme à celle du *Senecio vulgaris* : formation des octants à l'aide de parois anticlines ; édification régulière des éta-

ges *m*, *n*, *o* et *p* il faut noter cependant, dans le cas de l'embryon figuré en 3, un développement assez rapide des étages *o* et *n* ; mais les embryons suivants ne montrent pas une telle structure. Au contraire, l'étage *o* reste chez ceux-ci longtemps unicellulaire et l'on assiste à un développement important de l'élément *m* dont les cellules s'allongent dans le sens de l'axe de l'embryon (fig. 5).

Il nous a été malheureusement impossible d'examiner des embryons en nombre suffisamment élevé pour connaître avec certitude les destinées des différents étages. Certains stades nous manquent entre l'embryon dessiné en 5 et celui que nous reproduisons en 6. Le premier, à cause de la dimension prise par la couche *m*, ferait plutôt penser à un type *Senecio* cependant, les limites très marquées des différents étages du second tendent à nous faire croire qu'un arrêt a dû se produire dans le développement de *m* pendant que les étages *n* et *o* augmentaient rapidement de taille. Il est en effet difficile d'admettre que les deux étages que nous appelons *m* et *n* sur l'embryon dessiné en 6 proviennent du seul élément *m* les limites très nettes qui les séparent, la disposition des cellules des deux assises font croire à une origine distincte pour les deux étages. L'embryon suivant (fig. 7), beaucoup plus âgé, représente un stade où il est fort difficile de définir les limites exactes des étages et les indications que nous donnons à propos de cet embryon ne valent vraiment que par la comparaison avec les plus jeunes.

Sans pouvoir l'affirmer avec certitude, on admettra cependant avec quelque vraisemblance que l'embryon du *Xeranthemum annuum* se développe suivant le type *Carduus*.

Sous-tribu des Carduinées

GENRE *Carduus*.*Carduus nutans* L.

Le *Carduus nutans* nous a fourni un matériel de choix pour l'étude du développement de l'embryon dans le genre '*Carduus*.

La présence d'un albumen nucléaire de faible densité, ne devenant cellulaire que très tardivement à l'apparition des ébauches cotylédonaire facilite certainement l'étude des coupes ; mais la plus grande valeur de ce matériel du point de vue embryogénique réside sans aucun doute dans la très grande régularité de la vitesse de segmentation des cellules depuis l'oeuf jusqu'à l'embryon adulte. Cette qualité permet d'étudier avec tout le soin et la rigueur désirables chacun des stades de la formation de l'embryon.

Une première mitose de l'oospore sépare à l'aide d'une paroi horizontale deux cellules superposées qui forment le proembryon bicellulaire (fig. 1), (Planche VIII). La direction des fuseaux mitotiques représentés par les figures 2 et 3 montre nettement la formation de la tétrade. Nous n'avons pas pu, malheureusement, rencontrer cette forme quadricellulaire, mais les cinèses en voie d'achèvement de la figure 4 laissent déjà paraître les parois qui délimiteront les quatre cellules d'une tétrade en T de la catégorie A₂.

A partir de l'étage supérieur de la tétrade, deux divisions verticales méridiennes forment les quadrants (fig. 5) ; la cellule *m* intermédiaire se divise en deux éléments juxtaposés, tandis qu'une division horizontale de *c*₂ donne naissance à deux cellules superposées *n* et *n'* ; jusqu'à ce stade octocellulaire, la loi des nombres est parfaitement respectée.

Nous assistons ensuite à la division de l'étage *q* par quatre parois anticlines (fig. 6), tandis que les deux cellules de la couche *m* se cloisonnent verticalement. En même temps, l'élément *n* subit une mitose qui sépare deux cellules superposées *o* et *p*.

Des cloisons périclines prennent naissance dans l'étage *q* pendant que les cellules des étages *m* et *n* se divisent verticalement (fig. 7 et 8).

Dès ce stade, on remarque l'égalité qui existe entre les deux étages *m* et *n*, du point de vue de la hauteur des cellules, contrairement à ce qui se passe chez le *Senecio vulgaris* où l'étage *m* prend tout de suite un développement beaucoup plus important que celui de la couche *n*.

On assiste alors à un développement quasi identique des deux étages *m* et *n* quant au nombre, à la taille, et à la disposition des cellules. C'est ainsi qu'à l'apparition des premiers cloisonnements horizontaux en *m*, des parois transversales prennent naissance dans les cellules de l'étage *n* (fig. 10-11) jusqu'à former des assises comportant deux étages cellulaires comme le montre fort bien la figure 15.

Quant à l'élément *o*, initialement divisé en deux cellules juxtaposées par une paroi verticale, son comportement se révèle très différent de celui que l'on observe chez le *Senecio vulgaris*, il semble très proche du type décrit par E. CARANO à propos du *Bellis perennis*.

En effet, chez le *Bellis perennis*, la cellule méristématique qui correspond à l'étage *o* se divise par une paroi transversale en deux éléments superposés ; chez le *Carduus nutans* on obtient aussi la formation de deux étages superposés, mais par un processus différent : il y a toujours une première cloison verticale. Deux types de développement sont alors possibles : soit la séparation immédiate, par des parois horizontales, de deux assises superposées dans chacune des deux cellules de l'étage *o* (fig. 10 - 11 - 12 - 13), soit la division des deux cellules par des cloisons verticales, avant que des parois transversales ne viennent délimiter les deux couches (fig. 17-18).

De toute façon, le résultat est le même, et l'on obtient toujours deux étages superposés de cellules comme chez le *Bellis* et chez quelques espèces dont parle J. VERNIN. Cependant, nous allons voir que, si le mode d'édification de l'étage *o* semble très proche de celui du *Bellis*, il n'en est pas de même des destinées.

L'étage *o* comme chez toutes les Composées étudiées jusqu'à ce jour, fournit la partie cotylée *sensu lato*.

L'étage *m* participe évidemment à la formation de la partie hypocotylée. Les grandes dimensions prises par l'étage *n* permettaient de penser au premier abord que celui-ci n'était pas étranger à la formation de l'hypocotyle. Une étude plus approfondie et la comparaison des dessins figurés en 15 - 16 - 17 et 18 confirment de façon certaine cette hypothèse.

En comparant aux dessins ci-dessus la figure 19, l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire apparaît très clairement ; celles-ci proviennent de l'assise supérieure de l'étage o. tandis que la couche n est entièrement utilisée à la formation de la partie hypocotylée. L'assise inférieure de l'étage o fournit, pour sa part, le primordium de la coiffe, alors que les cellules provenant de l'élément *p* sont à l'origine d'un suspenseur filamenteux à cellules lâches.

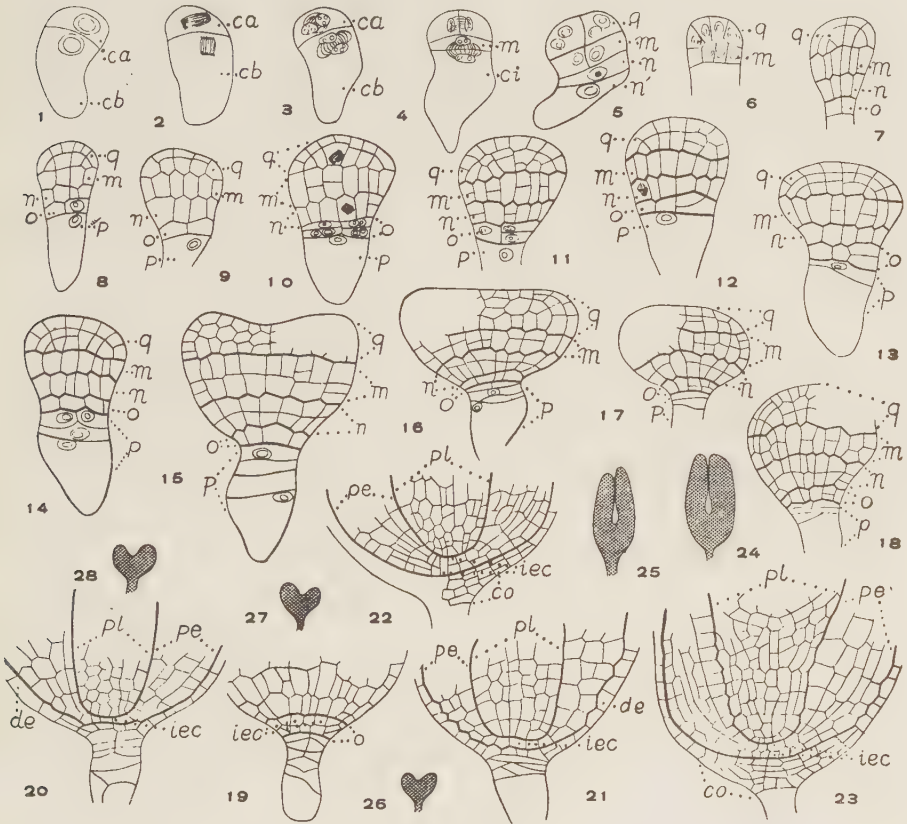


PLANCHE VIII

Fig. 1 à 23. *Carduus nutans* L. Les principaux stades du développement de l'embryon. Les figures 19, 20, 21, 22 et 23 correspondent respectivement aux détails des embryons représentés par les schémas 27, 28, 26, 25 et 24. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 15 et 17-18 ; 150 pour les fig. 16 et 19-23 ; 17 pour les fig. 24 à 28.

Le développement du *Carduus nutans* tout en se rattachant au mégarchétype II de la première période de la classification embryogénique, se différencie nettement du type représentatif des Composées. En effet, le type *Senecio* et le type *Carduus* ont bien tous deux pour formule :

$$cb = phy + icc + iec + co + s$$

Mais la comparaison des tableaux des lois du développement montrent que les différences apparaissent dans les destinées à partir de la deuxième génération ; la cellule c_1 est non seulement à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire, de la coiffe, et du suspenseur, comme chez le *Senecio*, mais encore des initiales du cylindre central et d'une partie de l'hypocotyle.

En outre, il est intéressant de noter que l'étage o se comporte comme une véritable hypophyse, c'est-à-dire comme une cellule proembryonnaire engendrant à la fois les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et le primordium de la coiffe.

Le développement de l'embryon du *Carduus* se distingue donc de celui du *Senecio* à partir de la deuxième génération et son originalité repose surtout sur l'existence d'une hypophyse véritable. La présence de ce caractère chez une espèce de la famille des Composées prend une assez grande importance, car, seul jusqu'alors, CARANO en décrit dans cette famille à propos du *Calendula arvensis* ; mais l'hypophyse du *Calendula* est représentée par la cellule n , alors que celle du *Carduus* se forme à partir de la cellule o .

Avec le *Carduus nutans* nous sommes en présence d'un type embryonomique se rattachant sans doute au type général des Composées, mais dont les caractères permettront peut-être d'éclaircir quelques uns des problèmes que posent l'origine et l'évolution de cette famille. Si l'on se fonde sur les principes qui servent de base à la définition des mégarchétypes, il faut penser que le type embryonomique du *Carduus nutans* est moins évolué que celui du *Senecio* ; chez celui-là, en effet, la séparation des potentialités de construction les plus importantes (partie cotylée et hypocotylée) n'a lieu qu'à la troisième génération au dessous de l'étage n tandis que chez celui-ci, elle se produit plus tôt, dès la seconde génération au dessous de m .

Carduus defloratus L.

Le *Carduus defloratus* ne présente pas les mêmes qualités de régularité dans la croissance què le *Carduus nutans*. En effet, il ne nous a pas été possible, à cause de la très grande vitesse de segmentation des blastomères dans les tout jeunes stades, d'observer un embryon plus jeune que celui représenté par la figure 1, (Planche IX).

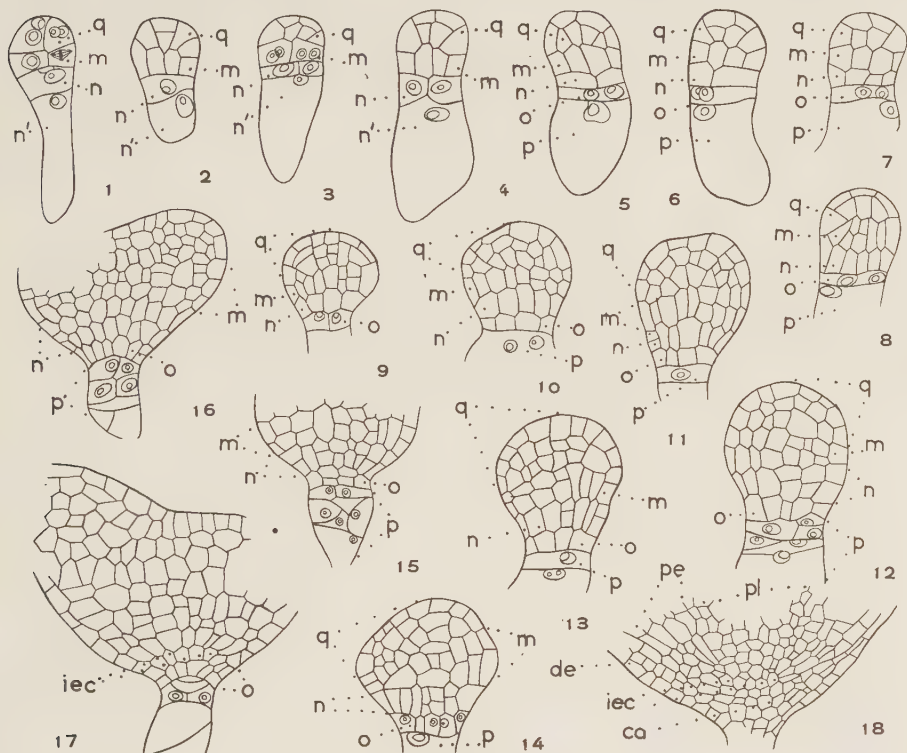


PLANCHE IX

Fig. 1 à 18. *Carduus defloratus* L. Les étapes caractéristiques du développement embryonnaire. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 14 ; 150 pour les fig. 15 à 18.

Cependant, à ce stade des quadrants, il est encore possible d'imaginer, avec peu de chances d'erreur, les premières divisions et la tétrade correspondant à l'embryon envisagé (fig. 1); il ne semble pas douteux qu'une tétrade en T de la catégorie A_2 soit à l'origine de l'embryon ci-dessus.

A partir de ce stade, le développement embryonnaire se poursuit très régulièrement en suivant parfaitement les lois qui régissent la genèse de l'embryon du *Carduus nutans* ; l'égalité entre les deux étages *m* et *n* est toujours nettement visible et l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire à partir de l'assise supérieure de *o* n'est pas non plus discutable.

On rencontre cependant chez le *Carduus defloratus* un caractère qui se voit rarement chez d'autres espèces : c'est l'existence d'un cloisonnement oblique de l'élément *cb* procurant deux étages aux formes inhabituelles (fig. 8 et fig. 14). Nous n'avons, par contre, jamais trouvé d'embryons dont la disposition des étages aurait pu faire croire à l'existence d'une paroi verticale ou même très inclinée, qui se serait formée lors de la division de la cellule *ct*. Un cloisonnement semblable aurait pour effet de former une tétrade de la catégorie *A*₁ et de changer entièrement les destinées des différents étages. Mais il n'en est rien et l'embryogenèse du *Carduus defloratus* est tout à fait semblable à celle du *Carduus nutans*.

Carduus crispus L.

Contrairement à ce que nous avons constaté chez le *Carduus defloratus*, les premières divisions de l'embryon du *Carduus crispus* se produisent assez lentement ; nous avons donc pu étudier avec soin les premières segmentations, et constater l'analogie complète qui existe entre ce développement et celui du type général des Composées.

Par le processus classique que les figures 1-2 et 3 (Planche X) expliquent très clairement, on obtient une tétrade en T de la catégorie *A*₂ ; au stade représenté par la figure 12 il n'existe pas encore de différence entre ce développement et celui du type *Senecio*. Malheureusement les vitesses de segmentation deviennent alors très rapides, et il nous a été difficile d'obtenir des embryons âgés en nombre suffisant. Cependant les figures 14-15-16 et 17 sont assez démonstratives pour que nous soyons fixés sur les destinées des différents étages. Comme chez le *Carduus nutans* et le *Carduus defloratus* les étages *m* et *n* fournissent ensemble la totalité de l'hypocotyle ; l'étage supérieur de *o* donne naissance aux initiales de l'écorce au sommet radiculaire et l'assise inférieure est à l'origine du primordium de la coiffe.

Carduus tenuiflorus Curt.

Le *Carduus tenuiflorus* serait un matériel d'étude très intéressant si les avortements qui se produisent juste après la fécondation n'étaient pas aussi nombreux. Nous avons pu cependant obtenir un certain nombre d'embryons aux stades principaux du développement.

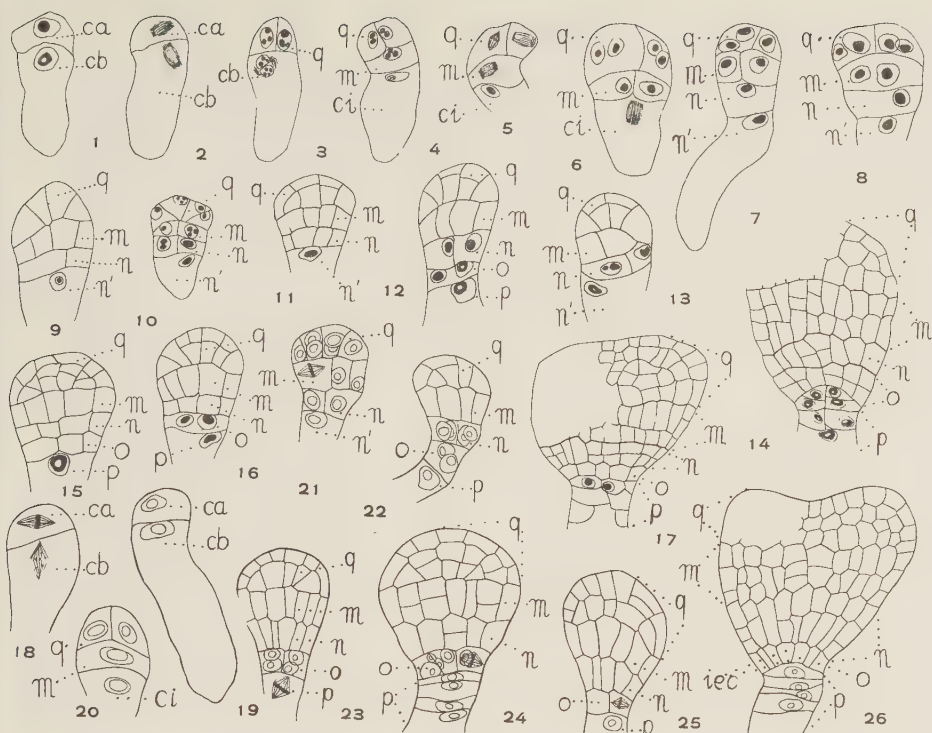


PLANCHE X

Fig. 1 à 17. *Carduus crispus* L. Les principaux termes du développement de l'embryon. Fig. 18 à 26. *Carduus tenuiflorus* Curt. Stades caractéristiques de l'embryogénie. Gr. : 220 pour les fig. 1 à 16 et 18 à 25 ; 130 pour la fig. 17.

Si les lois présidant au développement des premières formes de l'embryon sont absolument conformes à celles que nous avons définies chez les *Carduus*, fig. 18-19-20-21-22, Planche X), et si la participation de l'assise *n* à l'édification de l'hypocotyle est encore une fois certaine (fig. 23-24 et 25), il est un point que nous n'avons pas pu élucider complètement : c'est l'existence d'une hypophyse véritable à partir de l'élément *o* ; en effet, si l'on peut affirmer que l'étage *o* est à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radiculaire, il est impossible, d'après les embryons que nous avons pu observer, de dire avec certitude que l'étage *o* se divise en deux assises dont l'une, supérieure, donnera naissance aux initiales de l'écorce et dont l'autre, inférieure, fournira la coiffe. Dans l'embryon figuré en 24 on est tenté de croire que les cellules de l'assise *o*, déjà relativement hautes, subiront une division horizontale ; mais il n'est pas possible de l'affirmer. De toute façon, s'il existait une différence entre ce type et celui du *Carduus nutans*, celle-ci serait très faible, car il est certain que les initiales de l'écorce proviennent de l'étage *o* ; la dissemblance des développements n'apparaîtrait qu'au delà de la quatrième génération. Aussi n'hésiterons-nous pas à rattacher très étroitement l'embryogénèse du *Carduus tenuiflorus* à celle du *Carduus nutans*.

GENRE : *Silybum*

Silybum Marianum Gaertn.

Les tout premiers stades du développement de l'embryon du *Silybum Marianum* nous manquent ; l'embryon dessiné en 1 (Planche XI) est le plus jeune que nous ayons pu obtenir. Cependant, la très grande rigueur avec laquelle la loi des nombres semble suivie dans ce cas ainsi que la disposition caractéristique des différents éléments de l'embryon nous permettent de déduire l'origine des embryons du *Silybum Marianum* à partir d'une tétrade en T conformément au type général des Composées. L'existence d'un mode de formation des octants caractéristique de cette famille efface le doute qui aurait pu subsister.

Nous voyons alors successivement (fig. 2, 3, 4) s'édifier les diverses parties du proembryon : premières cloisons anticlines en *g* qui donnent naissance aux premiers octants (fig. 2 et 4), division de l'élément *n* en deux cellules juxtaposées tandis que l'assise *m* possède déjà quatre cellules circumaxiales ; à ce moment, on observe un curieux ralentissement des divisions dans l'étage *a*. En effet, l'apparition, dans les segments *α*, des cloisons périclinales peut être très tardive puisqu'elle survient parfois au moment de la segmentation de l'élément *o* (fig. 7) ; la figure 8 représente même un embryon encore plus âgé où aucun des octants ne s'est encore divisé. Mais ce ne sont là que des caractères de second plan.

Il faut noter avec plus d'intérêt la forme des cellules de l'élément *n* dès leur première division ; celles-ci, très hautes, prennent tout de suite une importance égale à celle que possèdent les cellules du segment *m* il en est déjà ainsi sur les embryons figurés en 6, 7, 8 et 9. Plus tard, on ne peut évidemment plus douter de l'interprétation que nous donnons de l'embryon représenté en 13 ; les deux étages *m* et *n* ont conservé leur égalité de taille, tandis que le segment *o* commence à se diviser verticalement. Les embryons suivants (fig. 12 et 14) ne font que montrer le développement de l'assise *o* qui va bientôt fournir un étage formé de cellules très hautes (fig. 10). A ce stade, les deux éléments *m* et *n* qui possèdent chacun deux couches cellulaires ont pris une position telle dans l'embryon qu'il faut leur attribuer l'origine de la partie hypocotylée.

L'assise *o.* d'après les dessins 10 et 11 qui sont les seuls à pouvoir nous renseigner sur les destinées de cet étage, n'est pas seulement à l'origine des initiales de l'écorce, mais participe également à l'édification du primordium de la coiffe. Chez le *Silybum Marianum* l'étage *o* peut donc être considéré comme une hypophyse véritable et l'embryogenèse de cette espèce présente de grandes analogies avec celle du *Carduus nutans*.

Le dessin représenté en 15 figure la partie micropylaire d'un sac embryonnaire de *Silybum Marianum* qui présente la particularité assez peu courante de renfermer à la fois un proembryon qui comporte environ une vingtaine de cellules à côté d'un noyau secondaire énorme qui ne s'est pas encore divisé. Cet embryon, qui ne semblait pas gêné par l'absence d'albumen, paraissait tout à fait normal alors que, dans les quelques rares exemples que nous avons pu examiner où le noyau secondaire n'avait pas subi de divisions, l'embryon semblait cesser de vivre aux environs du stade octocellulaire.

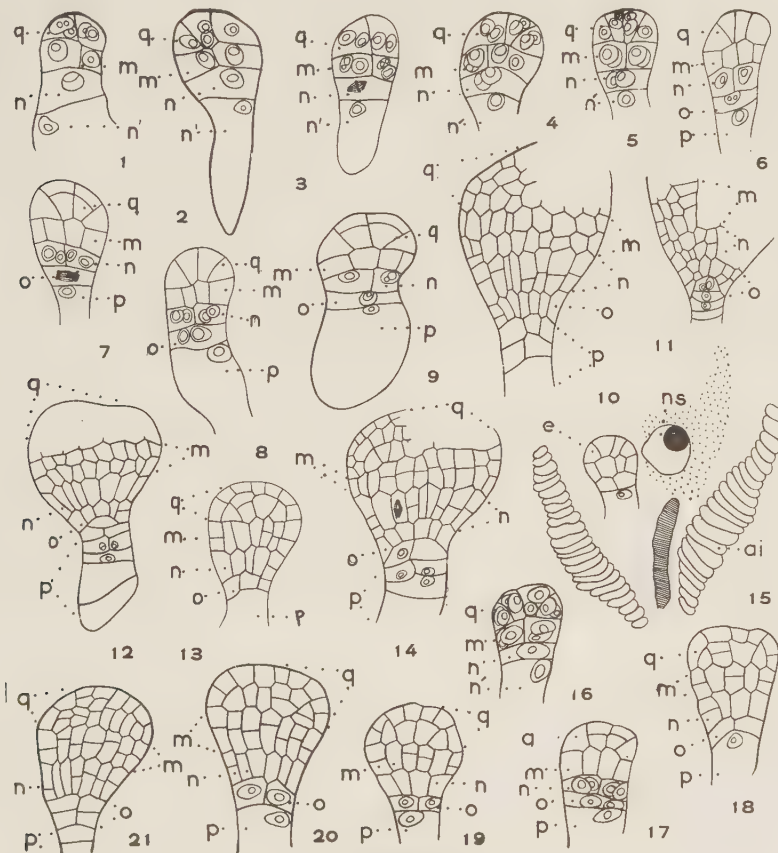


PLANCHE XI

Fig. 1 à 15. *Silybum Marianum* Gaertn. Les termes principaux du développement de l'embryon. Fig. 16 à 21. *Onopordon Acanthium* L. Les étapes caractéristiques du développement embryonnaire. Gr. : 300 pour les fig. 1 à 9, 13 et 15 à 21 ; 180 pour les fig. 10 à 12 et 14.

GENRE : *Onopordon*

Onopordon Acanthium L.

Les avortements nombreux et la rapidité de division des blastomères dans les premiers stades de l'embryogénèse ne nous ont pas permis d'observer d'embryons à un stade plus jeune que celui qui est représenté en 16 (Planche XI).

C'est un embryon à quatorze cellules dont les quatre quadrants circumaxiaux viennent de se diviser à l'aide de cloisons anticlines pour former huit octants juxtaposés caractéristiques du type *Senecio*. Dans ce cas (fig. 16), l'équipollence des blastomères n'est pas exactement respectée, puisque les cellules provenant de *ca* se trouvent en nombre supérieur à celles que produit *cb*, mais nous avons déjà vu parmi les *Cinarées* de nombreux exemples d'embryons ne se conformant pas strictement à la loi des nombres.

L'embryon suivant (fig. 17) montre l'apparition de deux cloisons périclines dans les cellules *a*, la séparation des éléments *o* et *p* à partir de la cellule *n* et la multiplication des blastomères de l'étage *n* où l'on trouve déjà quatre cellules circumaxiales.

Les dessins 18 et 19 représentent des embryons qui montrent la part importante que doit prendre l'étage *n* à la construction de l'embryon. Les cellules de la couche *n*, aussi hautes que celles de l'assise *x* (fig. 18), commencent à se diviser horizontalement. Les deux étages *m* et *n* demeurent toujours très distincts l'un de l'autre et parfaitement identifiables (fig. 20 et 21). Ceux-ci séparent respectivement, à l'aide de cloisons transversales, deux assises superposées. Leur importance dans l'embryon est alors sensiblement identique (fig. 20 et 21).

Ce mode de développement évoque celui que nous avons rencontré chez le *Carduus nutans*. Malheureusement, nous n'avons pas pu examiner d'embryons plus âgés que celui de la figure 21. Cependant, le mode d'édification, la structure et la position des différents étages ne peuvent laisser aucun doute sur leurs destinées : l'assise *q* est à l'origine de la partie cotylée et du point végétatif ; les éléments *m* et *n* se partagent la construction de l'hypocotyle ; l'étage *o* qui joue le rôle d'une hypophyse véritable donne naissance aux initiales de l'écorce et au primordium de la coiffe. La cellule *p* est à l'origine d'un suspenseur filamenteux.

GENRE : *Galactites**Galactites tomentosa* Moench.

L'étude du *Galactites tomentosa* présente une difficulté particulière qui s'ajoute à celles que l'on rencontre habituellement. En effet, à partir de la fécondation, le sac embryonnaire affecte des formes bizarres et irrégulières, présentant de nombreuses poches et replis relativement profonds.

L'origine de ce comportement, unique à notre connaissance chez les Composées, semble être due à une structure particulière de l'ovule de cette espèce. On observe, en effet, avant la fécondation, l'existence d'un amas de cellules coiffant le sommet du sac embryonnaire à l'opposé du micropyle ; ces cellules, dont les parois sont plus épaisses que celles des autres cellules voisines, forment un bloc suffisamment résistant pour s'opposer au développement du sac embryonnaire dans cette direction. Celui-ci, lors de son accroissement, est donc obligé de contourner cet obstacle et de se développer en largeur ; l'assise interne du tégument de l'ovule, venant butter contre ce bloc cellulaire, se courbe, se replie en tous sens ; on obtient ainsi les formes compliquées que nous avons observées régulièrement depuis la fécondation jusqu'à un stade parfois avancé de l'embryogenèse.

En définitive, nous nous trouvons en présence d'un sac embryonnaire absolument asymétrique dont la partie micropylaire est entièrement constituée de cavités ou d'anfractuosités plus ou moins importantes.

Cette bizarrerie, outre son caractère inhabituel au milieu des sacs embryonnaires classiques et très réguliers de toutes les autres Composées, provoque de grandes difficultés pour l'étude des embryons du *Galactites tomentosa*. Ceux-ci, en effet, se trouvent obligatoirement enfermés dans une des cavités du sac, et, de ce fait, sont dans l'impossibilité de se développer normalement ; ils doivent épouser la forme imposée par l'assise interne du tégument.

Dans ces conditions, on comprend facilement que la grande majorité des embryons de *Galactites* soit déportée par rapport à l'axe normal qu'ils devraient suivre. Ce déplacement peut être plus ou moins important, et rien ne permet de le prévoir avant de pratiquer les coupes de l'ovaire. Aussi les quelques embryons très jeunes que nous avons pu discerner parmi les méandres compliqués de l'assise interne du tégument ne purent-ils être observés utilement, l'axe de la coupe ne correspondant nullement à celui de l'embryon. Cependant, l'obstacle imposé par ce massif cellulaire au développement du sac embryonnaire s'efface toujours plus tard : soit par la disparition de ces cellules elles-mêmes, soit à cause du développement pris par le

sac embryonnaire qui finit par disloquer et repousser cette barrière pour prendre enfin sa place habituelle dans l'ovule.

A partir d'un stade postérieur à celui où apparaissent les octants, il semble que le sac embryonnaire reprenne peu à peu sa régularité. C'est ainsi que nous représentons en 1 (Planche XII) un embryon qui n'a pas l'aspect anormal qu'affectent à ce stade de nombreuses formes embryonnaires. Chez celui-ci, en effet, on retrouve l'organisation ordinaire des embryons de Composées. Il est évidemment difficile, au seul vu de ce dessin, d'affirmer l'origine des différentes parties de cet embryon. Nous pensons pourtant que l'examen des quelques dessins représentant des formes relativement jeunes (fig. 2-3-5), autorise à rattacher l'embryogenèse des formes jeunes du *Galactites tomentosus* à celle du *Senecio vulgaris*. Nous attribuons aux quatre étages de l'embryon figuré en 1, les lettres correspondant aux quatre segments *q*, *m*, *n* et *n'* du *Senecio vulgaris*.

Les embryons suivants ont tous un trait commun et caractéristique : la partie cotylée est aplatie comme si l'embryon avait été comprimé, à sa partie supérieure, l'obligeant à s'étaler pour prendre une forme de toupie. Il est certain que l'assise interne du tégument, s'appliquant étroitement sur la partie apicale de tous ces embryons (fig. 2-3-4-5-7), empêche ceux-ci de se développer normalement et les force à s'étaler en largeur. Les deux dessins 4 et 10, qui représentent les deux coupes successives d'un même embryon, sont particulièrement caractéristiques ; on voit ici nettement à quelles formes embryonnaires aberrantes il est possible d'aboutir dans le cas du *Galactites*.

Heureusement la ligne de partage des étages est d'une rare netteté ; aussi peut-on suivre aisément le développement de ces formes malgré leur bizarrerie. A un stade correspondant à celui de l'embryon figuré en 9, la plupart des embryons reprennent des formes normales au milieu d'un sac embryonnaire dont les contours tendent à se régulariser. Cependant, une certaine asymétrie rappellera toujours dans les embryons âgés les formes étranges des jeunes proembryons.

Les deux cellules inférieures de l'embryon figuré en 2 correspondent assurément aux étages *o* et *p*. La localisation des étages *q*, *m* et *n* devient dès lors évidente, et l'est encore pour les figures 3 et 6. La hauteur de l'étage *n* et le nombre de ses cellules dans l'embryon figuré en 6 font penser que le développement embryonnaire est comparable à celui du *Carduus*. L'hypothèse est confirmée par l'examen des fig. 9, 11 et 12, même si les figures 5 et 8 lui sont moins favorables ; son meilleur argument réside dans la division très tardive de *o* qui se distingue ainsi nettement de l'étage *n* devenu multicellulaire dès les premiers stades de l'embryogenèse. Au fur et à mesure que nous examinons des embryons plus âgés, les destinées des deux étages, *m* et *n* se précisent. La position qu'ils occupent les

destinent à l'édification de l'axe hypocotylé. La partie cotylée, comme chez toutes les Composées, sera formée, ainsi que le point végétatif, par l'élément *ca*. L'étage *o* prend tardivement un développement assez considérable. Après une première division verticale, des cloisons horizontales (fig. 9) déterminent l'apparition de deux couches cellulaires (fig. 11, 16, 13). Il est d'ailleurs possible que la formation des deux assises cellulaires soit encore plus tardive, ce qui expliquerait les bizarreries constatées, à moins qu'un cloisonnement initial horizontal n'ait séparé les deux couches très précocement, la sous-jacente restant longtemps unicellulaire. En fait, les embryons âgés nous montrent l'existence de ces deux assises et nous voyons parfaitement que la supérieure est à l'origine des initiales de l'écorce, tandis que l'inférieure engendre le primordium de la coiffe. Les cellules de l'élément *p* forment un suspenseur filamenteux. L'embryogenèse du *Galactites tomentosa* semble donc entièrement conforme à celle que nous avons décrite à propos du *Carduus nutans*.



PLANCHE XII

Fig. 1 à 20. *Galactites tomentosa* Moench. Les principaux stades du développement de l'embryon. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 12, 14, 15, 17 à 19 ; 150 pour les fig. 13, 16 et 20.

L'édification de la partie cotylée se fait toujours à l'aide de parois anticlines, caractéristiques du type *Senecio*, mais les deux étages *m* et *n* sont déjà de même dimension. Ainsi, dès ce stade, est-il possible de rapprocher le type de développement du *Cirsium acaule* de celui du *Carduus*. L'examen des embryons plus âgés permet de confirmer la véracité de cette hypothèse; ceux-ci montrent très nettement (fig. 17-19) la part importante prise par l'assise *n* dans l'édification de l'hypocotyle, et l'origine des initiales de l'écorce à partir de l'étage *o*.

En examinant avec attention les dessins d'embryons encore plus âgés (fig. 20-23), on remarque que l'assise *o* a pris des proportions telles qu'il n'est pas courant d'en rencontrer d'aussi importantes chez les Composées et en particulier chez le *Carduus*. Cette multiplication des cellules de la couche *o* se fait aussi bien par des divisions horizontales que verticales; elle aboutit à la formation de deux étages très distincts, dont l'un, le supérieur, fournissant les initiales du cylindre central, prend part, ainsi que l'assise *n*, à l'édification de la partie hypocotylée, tandis que seules les cellules de l'assise sous-jacente engendrent les initiales de l'écorce au sommet radiculaire.

Si le développement du *Cirsium acaule* peut être rapproché assez étroitement de celui des *Carduus*, il s'en écarte cependant d'une façon catégorique par cette variation dans les destinées de l'étage *o*:

Chez le *Carduus*, celui-ci fournit les initiales de l'écorce et le primordium de la coiffe.

Chez le *Cirsium*, il prend part à la formation de l'hypocotyle et donne naissance aux initiales de l'écorce. C'est donc la cellule *p* seule qui est à l'origine du primordium de la coiffe.

Cirsium lanceolatum Hill.

Les premières divisions de l'embryon du *Cirsium lanceolatum* se déroulent suivant le mode de développement habituel des Composées (fig. 1-2-3-4) (Planche XIII): formation d'une tétrade en T de la catégorie **A₂**, **séparation des cellules de l'étage *o* par des parois anticlines délimitant les éléments α et β** . Nous obtenons alors un embryon semblable à celui de la fig. 5, dans lequel n'apparaît pas encore l'importance que prendra l'étage *n*. Plus tard, par contre (fig. 8-9-10-11), on retrouve parfaitement la disposition que nous avons toujours rencontrée jusqu'ici chez les Cinarées. L'absence d'embryons plus âgés ne nous a pas permis de rechercher avec précision les destinées de l'étage *o*, aussi pouvons-nous seulement affirmer que les initiales de l'écorce proviennent de l'assise *o* sans savoir si celle-

ci ne fournit que les initiales de l'écorce, ni si elle engendre aussi le primordium de la coiffe comme chez le *Carduus*, ou les initiales du cylindre central comme chez le *Cirsium acaule*.

Cirsium palustre Scop.

Il ne nous a pas été donné d'assister aux premiers stades du développement du *Cirsium palustre* cependant, la disposition des cloisons dans l'embryon figuré en 1 (Planche XIV) ne permet pas d'imaginer un mode d'édification différent de celui des autres *Cirsium*.



PLANCHE XIV

Fig. 1 à 8. *Cirsium palustre* Scop. Divers stades embryonnaires. Fig. 9 à 21. *Centaurea aspera* L. Les principales étapes du développement de l'embryon. Gr. : 300 pour les fig. 1 à 5, 9 à 13, 15-16 et 18 à 20 ; 180 pour les fig. 6 à 8, 14, 17 et 21.

Toutes les figures suivantes (2-3-4-5-6) ne font que confirmer cette analogie ; on retrouve aussi l'importance prise par l'étage *n*, et les embryons plus âgés permettent de déceler très nettement les destinées des différents étages. Malgré l'examen de stades relativement âgés (fig. 6-7-8), nous n'avons jamais pu constater dans l'étage *q* l'existence de parois transversales tendant à former deux couches superposées de cellules. Pourtant, la taille et la disposition

des blastomères de l'assise α laissent croire qu'ils doivent donner naissance non seulement aux initiales de l'écorce au sommet radicaire, mais encore aux initiales du cylindre central. Il est fort possible que ces divisions n'apparaissent que plus tardivement encore. Aussi pensons-nous, malgré l'absence de preuve formelle, que l'embryogénie du *Cirsium palustre* se déroule conformément au type que nous avons décrit à propos du *Cirsium acaule*.

Nous avons examiné plusieurs autres espèces de *Cirsium* mais aucune n'a pu nous fournir de renseignements embryogéniques utilisables ; cela est bien regrettable, car la confirmation de ce nouveau type embryonomique permettrait de séparer d'une façon indiscutable le genre *Cirsium* du genre *Carduus* dans lequel il fut très souvent englobé.

Sous-tribu des Centauréinées

GENRE *Centaurea**Centaurea Cyanus* L.

La tétrade en T (fig. 1) qui représente la deuxième génération implique l'existence à la première génération d'une paroi séparant horizontalement les deux éléments d'un proembryon bicellulaire. Les quadrants s'édifient ensuite (fig. 2), d'une façon très classique. Cependant, on observe quelques variations dans les vitesses de segmentation des blastomères ; dès ce stade, la loi des nombres n'est donc pas toujours respectée.

La formation des octants à partir de l'élément *ca* résulte de l'apparition de cloisons anticlines (fig. 4) qui séparent les éléments *α* et *β*. Des parois successivement périclines et verticales, achèveront l'organisation de cet étage *q* il fournira la partie cotylée et le point végétatif.

La cellule *cl* se divise suivant les lois qui caractérisent l'archétype du *Senecio vulgaris* ; jusqu'au stade correspondant à l'embryon représenté en 6, rien ne peut faire penser à l'existence, chez le *Centaurea Cyanus*, d'un type embryonomique différent de celui du *Senecio*.

Cependant, on observe sur les embryons suivants (fig. 6-7-15-16), l'importance prise par le segment *n* ; cela rappelle ce que nous avons constaté chez le *Carduus nutans*. Dès lors, l'interprétation des embryons plus âgés ne présente plus de difficulté, et les figures 8, 10 et 13 sont particulièrement démonstratives ; sur ces dernières, le rôle joué par l'assise *o* se précise et permet d'expliquer avec certitude l'organisation et les destinées des différentes parties des embryons âgés représentés en 12 et en 14. Ainsi l'hypocotyle se forme-t-il à partir des cellules des deux étages *m* et *n*,

tandis que le segment *q* est à l'origine des initiales de l'écorce au sommet radulaire: sans doute l'étage *o* fournit-il aussi le primordium de la coiffe; le dessin représenté en 12 permet de le penser; car les dimensions déjà prises par cette assise dans les stades plus jeunes (fig. 13) empêchent de croire qu'elle est encore réduite à une seule couche de cellules dans l'embryon figuré en 12.

Le *Centaurea Cyanus* possède donc un type embryonomique semblable à celui du *Carduus nutans*,



PLANCHE XV

Fig. 1 à 16. *Centaurea Cyanus* L. Les principaux termes du développement de l'embryon. Fig. 17 à 31. *Centaurea Jacea* L. Nombreux stades proembryonnaires. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 8 et 15 à 31; 150 pour les figures 9 à 14.

Centaurea Jacea L.

Dans cette espèce nous n'avons pas pu assister aux premiers stades du développement de l'embryon. La vitesse de segmentation des blastomères semble très rapide au cours des premières divisions ; l'embryon reproduit en 17 (Planche XV) est le plus jeune que nous ayons pu observer. Mais la régularité des étages et l'existence dans le segment *ca* de cloisons anticlines séparant les octants permettent d'affirmer que cet embryon procède d'une tétrade en T de la catégorie A_2 . L'édification de l'étage *a* se poursuit conformément aux règles classiques des Composées et cette assise fournira la partie cotylée et le point végétatif.

On constate ensuite une grande analogie entre l'embryogenèse du *Centaurea Cyanus* et celle du *Centaurea Jacea*. En effet, les nombreux dessins que nous représentons montrent tous l'importance prise par l'étage *n* ; l'examen des embryons plus âgés (fig. 22-28-29) indique clairement les destinées des différents étages. La position très élevée de *n* écarte toute possibilité pour cet élément de fournir les initiales de l'écorce. Ainsi, l'axe hypocotylé provient des deux assises *m* et *n*, et le segment *o* engendre les initiales de l'écorce au sommet radiculaire. Il est difficile, en l'absence d'embryons plus vieux, de savoir si le primordium de la coiffe provient de *o*, ou des cellules supérieures de *p*. Il semble que l'étage *o* ne subisse aucune division horizontale, et qu'il fournisse une seule couche cellulaire dont les éléments centraux sont les initiales de l'écorce tandis que les autres forment les parties latérales de la coiffe. Cependant, il est fort possible que la division horizontale des cellules de l'étage *o* se produise plus tardivement ; l'embryon le plus âgé que nous ayons examiné est représenté en 22 et nous avons souvent assisté à la formation de deux couches cellulaires dans l'assise *o* à des stades relativement plus avancés. Aussi peut-on penser, par analogie avec les autres espèces du même genre, que le *Centaurea Jacea* se développe suivant un type semblable à celui du *Centaurea Cyanus*.

Centaurea scabiosa L.

Si nous n'avons pas rencontré de tétrade dans cette espèce, le proembryon bicellulaire (fig. 1, Planche XVI) et l'embryon figuré en 2, dont deux quadrants viennent de se diviser à l'aide de parois anticlines, nous autorisent à affirmer l'existence d'une tétrade en T. Après la division de tous les quadrants et la segmentation par une

paroi horizontale de l'élément *n* on obtient (fig. 3) un embryon hexadécacellulaire parfaitement régulier, chez lequel l'équipollence des blastomères est encore respectée, ce qui n'est pas habituel chez les embryons de ce groupe.

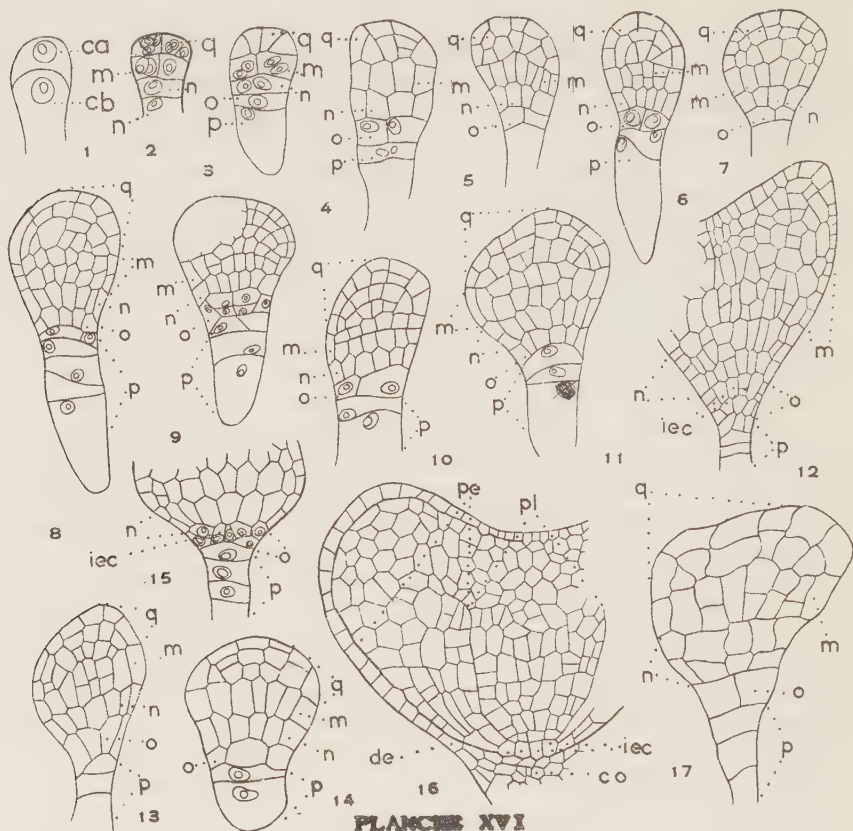


PLANCHE XVI

Fig. 1 à 12. *Centaurea scabiosa* L. Les principaux stades du développement de l'embryon. Fig. 13. *Kentrophyllum lanatum* D C. Fig. 15 à 16. *Centaurea collina* L. Fig. 17. *Centaurea montana* L. Gr. : 245 pour les figures 1 à 11 13, 14 et 17 ; 150 pour les figures 12, 15 et 16.

Dans l'étage *q*, des divisions périclinales et verticales se produisent ensuite régulièrement afin d'édifier les ébauches des organes qu'il engendre, c'est-à-dire la partie cotylée et le point végétatif. Dès la figure 4, la similitude totale existant entre les étages *m* et *n* laisse deviner le rôle que jouera le segment *n* dans l'édification de l'embryon. Les dessins suivants (fig. 5-6-7-8-9-10-11) sont particulièrement démonstratifs. A une assise *m* dont les cellules vont rapidement se segmenter horizontalement, correspond un étage *n* qui restera longtemps formé d'une seule couche cellulaire. Les cellules de celui-ci se diviseront par une paroi horizontale beaucoup plus tard (fig. 12). Il est donc très facile de distinguer ces deux assises dans des embryons relativement âgés, et de définir leurs des-

tinées ; on constate qu'ils sont tous deux à l'origine de l'axe hypocotylé. L'assise *o*, par contre, semble se développer suivant des règles plus lâches ; après avoir longtemps conservé seulement deux cellules juxtaposées, quatre cellules circumaxiales se différencient par le cloisonnement vertical de ces dernières ; quelques segmentations tangentielles lui donnent l'aspect que nous reproduisons dans la figure 8. Quel que soit le mode d'édification, on aboutit toujours à l'existence de deux étages superposés (fig. 9-12). Il semble d'ailleurs que ces deux étages ne se différencient souvent que tardivement, cette assise restant longtemps, comme l'étage *n*, formée d'une seule couche cellulaire.

De toute façon, on doit considérer le segment *q* comme une hypophyse véritable ; en effet, les initiales de l'écorce tirent leur origine de la couche cellulaire supérieure, tandis que l'inférieure engendre le primordium de la coiffe. Ainsi, le développement du *Centaurea scabiosa* est-il absolument comparable à celui du *Carduus nutans*.

Centaurea aspera L.

Il ne nous a pas été donné de rencontrer les tout premiers stades du développement chez le *Centaurea aspera*. Cependant, la forme et la disposition des embryons représentés en 9-10 et 11 (Planche XIV) ne laissent pas de doute sur leur origine ; nous sommes en présence d'un type de développement comportant une tétrade en T de la catégorie *A*₂. L'examen de l'embryon dessiné en 13 nous montre déjà la part prise par l'étage *n* dans la formation de l'hypocotyle. Les figures suivantes confirment cette hypothèse, et les nombreux embryons âgés que nous avons représentés la démontrent de façon absolue.

Les figures 12 et 14 reproduisent fidèlement deux embryons où l'on distingue très nettement l'existence d'une cloison spéciale, dite "en verre de montre", se produisant lors de la première division de l'élément *o*. Il y a donc, dans ce cas, une différenciation précoce des initiales de l'écorce par la formation de cette membrane. Cependant, les destinées des différents étages et de l'étage *g* en particulier restent les mêmes, et l'assise *o* n'en reste pas moins une hypophyse véritable fournissant à la fois les initiales de l'écorce et le primordium de la coiffe.

Centaurea collina L.

Nous n'avons pu observer que trois stades du développement de l'embryon du *Centaurea collina*. L'embryon représenté en 14 (Planche XVI) semble très caractéristique d'une genèse de type *Carduus* ; de plus, l'uniformité rencontrée dans le développement des *Centaurea* que nous avons étudiés jusqu'ici nous autorise à considérer, dans l'embryon dessiné en 14 que les deux étages centraux, formés chacun d'une seule couche cellulaire, sont bien les assises *m* et *n*. Il est alors impossible de situer les étages dans l'embryon figuré en 14 à une place différente de celle que nous leur avons attribuée. L'étude de l'embryon de la figure 15, nous instruit clairement sur les destinées des différents étages de l'embryon. La partie cotylée ainsi que le point végétatif proviennent de la cellule *ca* ; l'axe hypocotylé tire son origine des deux assises *m* et *n*. L'élément *o* fournirait, en plus des initiales de l'écorce, la partie centrale de la coiffe. Le *Centaurea collina* aurait donc lui aussi une embryogenèse semblable à celle du *Carduus nutans*.

Centaurea montana L.

Nous n'avons observé qu'un seul stade du développement de l'embryon du *Centaurea montana* (fig. 17) (Planche XVI). Cependant, l'interprétation de cet embryon ne semble possible qu'en admettant un processus de multiplication semblable à celui que nous avons rencontré chez les autres *Centaurea*.

GENRE *Kentrophyllum**Kentrophyllum lanatum* DC.

Dans cette espèce, l'avortement semble être la règle ; en effet, l'étude de très nombreuses coupes nous a seulement permis d'examiner l'embryon représenté en 13 (Planche XVI).

Bien qu'il soit impossible de dégager avec certitude les lois du développement de cette espèce à l'aide d'un seul embryon, on peut cependant comparer celui-ci à des embryons dont on connaît parfaitement l'embryogenèse.

Il faut cependant être très prudent dans l'utilisation d'une méthode semblable, et l'on doit se garder des généralisations souvent trop hâtives auxquelles certaines analogies pourraient amener.

Dans le cas qui nous occupe, les limites des différents étages sont particulièrement nettes ; à moins qu'il ne s'agisse d'une espèce ne se rattachant pas au mégarchétype II, ce qui est douteux, étant donné l'uniformité des types embryonomiques chez les Composées, il semble possible de préciser l'origine de ces différentes couches. C'est ainsi que nous avons attribué à chaque étage la lettre correspondant à son origine présumée.

Si l'on admet l'origine que nous avons établie pour les différentes assises, les destinées ne présentent pas de difficultés, et il est dans ce cas hors de doute que nous sommes en présence d'un type *Carduus* l'assise o se comportant comme une véritable hypophyse engendrant à la fois les initiales de l'écorce et le primordium de la coiffe.

Il serait donc possible, compte tenu des réserves que nous avons faites plus haut, de rattacher le *Kentrophyllum lanatum* au type embryonomique du *Carduus*.

GENRE *Serratula*

Serratula tinctoria L.

Les premiers stades du développement de l'embryon du *Serratula tinctoria* n'ont pas pu être examinés ; la très grande puissance de division des blastomères lors des premières mitoses et les très nombreux avortements ne nous ont pas permis d'assister aux premières étapes de l'embryogenèse de cette espèce.

Il faut noter à ce sujet que nous avons rencontré de nombreux embryons, d'un stade sensiblement comparable à celui que nous avons figuré en 1 (Planche XVII) dont la structure et la coloration montraient qu'ils avaient cessé de vivre longtemps avant la récolte. Ce phénomène coïncidait toujours avec une absence totale d'albumen dans le sac embryonnaire. On pourrait ainsi penser que l'albumen n'est pas indispensable dans les toutes premières étapes de l'embryogenèse mais le devient seulement à un stade sensiblement voisin du décahexacellulaire.

L'embryon figuré en 1 (Planche XVII) est le plus jeune que nous ayons pu étudier. Cependant l'organisation des différents étages et en particulier celle de *q*, où l'on remarque l'existence des caractéristiques parois anticlines, suffit à définir l'origine de toutes les assises ; quelques stades intermédiaires entre les deux premiers embryons (fig. 1 et 2) auraient évidemment simplifié l'interpré-

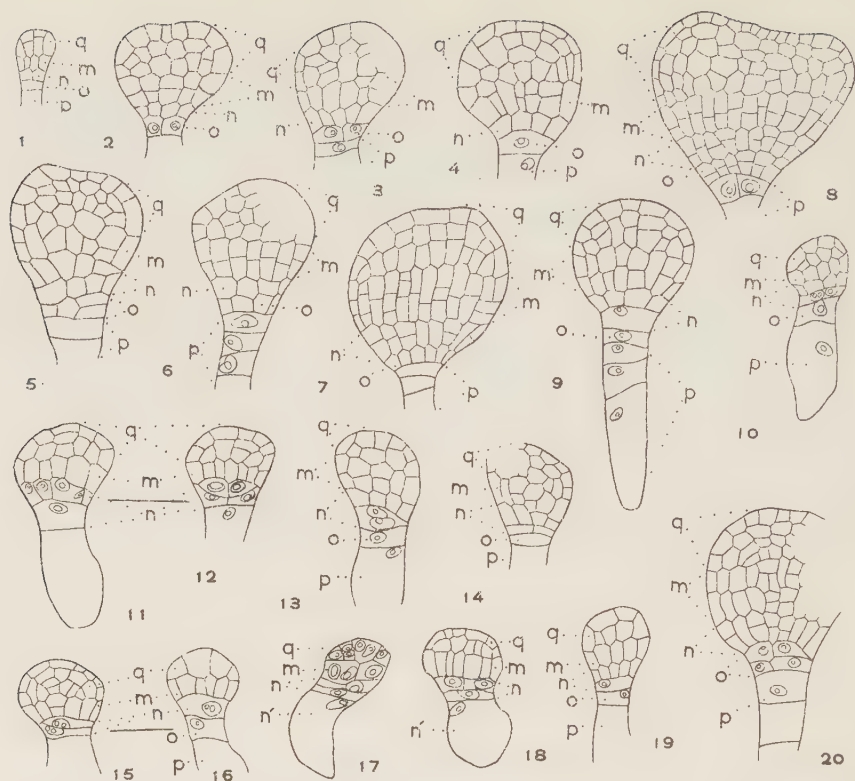


PLANCHE XVII

Fig. 1 à 8. *Serratula tinctoria* L. Stades caractéristiques du développement de l'embryon. Fig. 9 à 20. *Cnicus benedictus* L. Diverses formes proembryonnaires. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 6 et 9 à 20 ; 150 pour les fig. 7 et 8.

tation des embryons 2 - 3 - 4. Mais un examen attentif ne permet pas d'attribuer une origine différente aux étages. L'assise *n* ne comprend encore qu'une couche cellulaire, et il faudra attendre un embryon beaucoup plus âgé (fig. 7) pour voir apparaître des cloisons transversales dans l'étage *n*.

L'embryon que représente la figure 5 semble d'un type quelque peu différent. Dans ce cas, l'assise *n* a dû subir initialement une division transversale provoquant l'apparition des deux couches cellulaires que l'on aperçoit très distinctement. Ce mode d'édification ne change rien d'ailleurs aux destinées de l'étage *q*.

Dans l'embryon figuré en 7, l'élément *o* s'est considérablement transformé et comporte un assez grand nombre de cellules juxtaposées. Il faut examiner l'embryon suivant (fig. 8) où se distinguent très nettement les ébauches cotylédonaires pour définir avec certitude les destinées des différentes parties de l'embryon. A ce stade seulement apparaissent les cloisons transversales qui séparent deux

assises superposées en *o* dont l'une, supérieure, fournit les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, tandis que l'autre, inférieure, donne naissance à la coiffe ; les deux étages *m* et *n* s'unissent pour construire la partie hypocotylée, tandis que la couche *q* fournit la partie cotylée et le point végétatif.

Ainsi l'embryon du *Serratula tinctoria* répond-t-il entièrement au type embryonomique du *Carduus nutans*.

GENRE *Cnicus*

Cnicus benedictus L.

Par une segmentation horizontale, deux cellules superposées se différencient à partir de l'oeuf : la cellule apicale *ca* et la cellule basale *cb* (fig. 1) (Planche XVIII). Une paroi verticale divise *ca* en donnant deux cellules juxtaposées ; une cloison transverse isole à partir de *cb* deux éléments superposés *m* et *ci* ; cette forme proembryonnaire à quatre cellules représente une tétrade en T de la catégorie A₂. Les deux cellules provenant de *ca* subissent chacune une mitose provoquant l'apparition de deux parois verticales et donnant naissance aux quadrants (fig. 2).

Deux cloisons anticlines provoquent alors dans l'étage supérieur de l'embryon la formation des octants. En même temps, deux divisions successives et verticales donnent naissance, à partir de la cellule *m*, à quatre cellules circumaxiales ; la segmentation de *ci*, par une paroi horizontale, engendre deux cellules superposées *n* et *n'* (fig. 3 et 4).

Dans l'étage *q* on assiste alors à la formation de parois périclines et l'édification de l'étage est entièrement conforme à celle que l'on observe dans l'embryon du *Senecio vulgaris*. Il en est de même de l'assise *m* à l'intérieur de laquelle se séparent par cloisonnement tangentiel le dermatogène, le plérome et le périblème.

C'est au cours du développement des deux étages *n* et *n'* que se produisent des variations qui permettent de déceler chez le *Cnicus* un développement embryonnaire distinct de celui des autres Composées.

On remarque un ralentissement important de la vitesse de segmentation des blastomères *n* et *n'*. Ainsi, la division de *n* en deux cellules superposées *o* et *p* ne se produit qu'au moment de l'apparition des cloisons périclines en *q* (fig. 7).

Cette constatation que nous avons pu vérifier sur de très nombreux embryons permet d'affirmer, à l'examen de la coupe figurée en 6, que la cellule inférieure correspond encore à l'élément *n* tandis que les deux cellules situées au-dessus proviennent de la segmentation de *A* par une paroi horizontale ; il en est de même de l'embryon 17 de la planche XVII. Si l'on excepte l'embryon figuré en 9 (Pl. XVIII), où l'on reconnaît une paroi typiquement en verre de montre (ce qui semble une exception), il apparaît au premier abord une grande irrégularité dans la disposition des cloisonnements de l'étage *n*. Cependant, il faut reconnaître que tous les embryons représentés de la figure 8 à la figure 23 montrent de façon évidente que l'étage *n* (quelles que soient les divisions des blastomères) donne naissance à deux couches cellulaires distinctes.

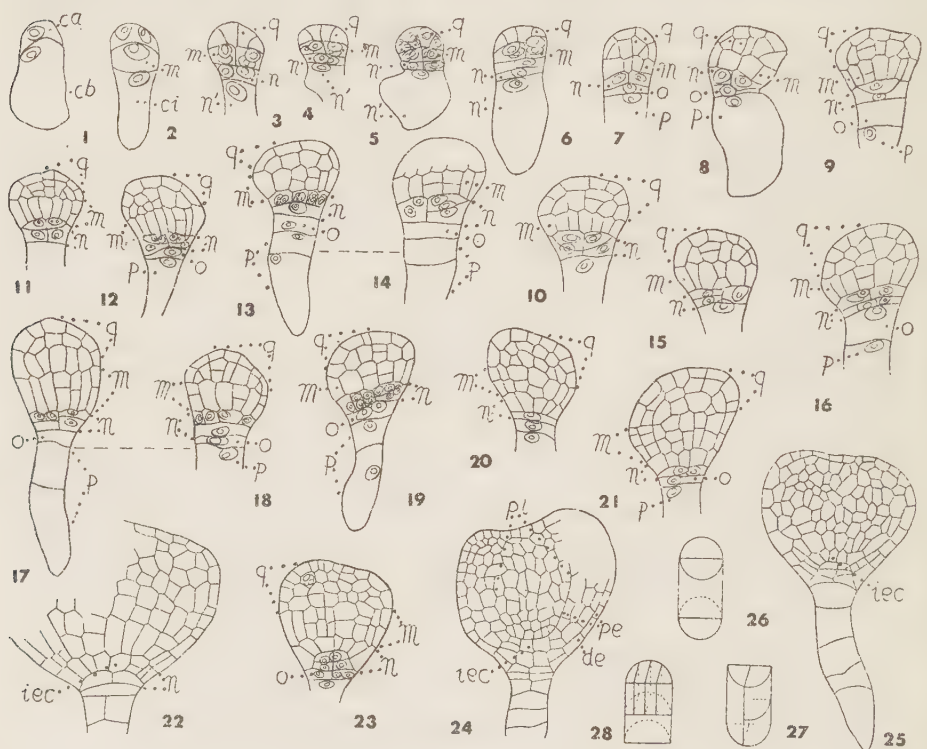


PLANCHE XVIII

Fig. 1 à 28. *Cnicus benedictus* L. Embryogénie. Gr. : 245 pour les fig. 1 à 22 ; 150 pour les fig. 23 à 25.

Examinons les deux figures 13 et 14 qui représentent deux coupes successives d'un même embryon. Etant donné la dimension de l'étage *n* (fig. 14), et l'existence identique de trois cellules inférieures dans les deux coupes, il n'est pas douteux que l'étage *n* soit représenté dans la figure 13 par deux étages superposés de cellules : l'un supérieur, déjà divisé en quatre cellules juxtaposées, et, l'autre, non encore segmenté.

Pour mieux comprendre l'organisation de l'assise n , il faut considérer cet étage comme un cylindre (fig. 26) divisé initialement en deux demi-cylindres par une paroi verticale dont l'un, (fig. 28) se retrouve sur la figure 13' et l'autre (fig. 27) sur la figure 14. Les processus de segmentation dans chacun d'eux sont entièrement différents. Le premier, (fig. 13), d'abord cloisonné par une paroi horizontale, donne naissance à deux cellules superposées, dont la supérieure seule se segmente grâce à trois cloisons verticales ; le second, (fig. 14) se divise par une paroi verticale, formant deux cellules juxtaposées dont une seule se segmente par une cloison horizontale. L'embryon dont deux coupes successives sont représentées en 17 et 18, montre un mode d'édification entièrement identique ; si l'on considère en outre, que les parois peuvent être quelquefois plus ou moins obliques, tous les cas qui semblaient quelque peu aberrants à première vue peuvent être compris et interprétés facilement grâce au mode d'édification exposé ci-dessus qui semble se retrouver très fidèlement chez tous les individus (fig. 11-12 et 15-16, Planche XVII). Cependant, on observe de temps en temps quelques variantes comme celle que nous montre l'embryon figuré en 9, Planche XVIII ; il n'est pas douteux que nous sommes dans ce cas en présence d'une cloison en verre de montre typique.

Il est d'ailleurs possible que la présence de cloisons semblables soit plus fréquente que ne le laisse croire l'observation microscopique ; on peut en effet supposer que certains embryons (fig. 10 et 11) aient vu leur étage n s'édifier à partir d'une paroi en verre de montre. Mais on ne peut les interpréter ainsi, au stade où nous les examinons, à cause des cloisonnements ultérieurs, qui ne permettent plus de suivre l'ordre d'apparition des parois.

L'élément o reste très longtemps uni ou bicellulaire et ne commence à se diviser activement qu'au moment où apparaissent les premières ébauches des cotylédons.

La cellule p se segmente pour donner plusieurs cellules superposées. Les destinées des étages q et m sont en tout point conformes à celles que l'on rencontre chez le *Senecio* et chez toutes les Composées ; à partir des cellules α supérieures se différencie le point végétatif de la tige ; la partie cotylée *sensu stricto* s'édifie grâce aux cellules α inférieures et aux cellules β .

L'assise m fournit la partie hypocotylée. Par contre, les destinées de l'étage n sont très différentes de celles qui ont été décrites chez le *Senecio*. En effet, cette assise se comporte comme une véritable hypophyse, la couche supérieure fournissant les initiales de l'écorce au sommet radicaire, et l'inférieure donnant naissance au primordium de la coiffe.

L'étage *o* participe à l'édification des parties inférieures de la coiffe tandis que l'élément *p* engendre un suspenseur filamenteux. Ainsi, comme toutes les Composées, le *Cnicus benedictus* se range-t-il dans le mégarchétype II de la première période du système embryogénique ; mais il se distingue franchement du type *Senecio* par l'existence d'une hypophyse véritable. Pourtant, si l'on rencontre chez le *Carduus nutans* une hypophyse véritable comme dans le cas présent, celle-ci n'a pas la même origine ; chez le *Carduus* elle provient de l'étage *o* alors que chez le *Cnicus* elle se forme à partir de l'élément *n*. C'est avec le développement du *Calendula*, publié par E. CARANO, que le type embryonomique du *Cnicus* semble avoir le plus de points communs. En effet, c'est à l'existence d'une hypophyse véritable provenant de l'étage *n* que le *Cnicus* doit son originalité. La seule différence entre les deux développements repose sur le mode de formation des deux assises superposées formées à partir de l'étage *n*. Dans le cas du *Calendula* les deux couches sont différenciées dès la première division de l'élément *n*. Chez le *Cnicus*, on assiste à différents modes d'édification parmi lesquels la division initiale de *n* par une paroi verticale semble être la règle. Si l'on trouve de rares exemples où l'étage *n* se divise en premier lieu en deux cellules superposées, ceux-ci ne peuvent être considérés que comme des exceptions. Toutefois, cette différence reste secondaire, et les destinées étant absolument semblables dans les deux cas, on peut rattacher le développement du *Cnicus* à celui du *Calendula*.

C'est donc une place tout à fait à part qu'il faut attribuer au *Cnicus benedictus* parmi les Cinarées. Cette espèce est en effet la seule chez laquelle on rencontre, dans la tribu des Cinarées, un type embryonomique semblable à celui qu'a décrit E. CARANO à propos du *Calendula*.

TRIBU des MUTISIEES

GENRE *Gerbera*

Gerbera Jamesoni Bolus

Cette tribu, à propos de laquelle aucune étude embryogénique approfondie n'a été entreprise (1), groupe un nombre très important d'espèces qui appartiennent malheureusement toutes à des genres tropicaux ou subtropicaux d'Amérique et d'Afrique.

Aussi n'avons nous-pu effectuer de recherches que sur une espèce cultivée en France, le *Gerbera Jamesoni*.

Bien que nous ayons apporté les plus grands soins à la fécondation artificielle des fleurs, celles-ci avortent presque toujours. C'est la raison pour laquelle deux embryons seulement ont pu être examinés ; ceux-ci sont représentés sur les figures 15 et 18 de la planche II. Ils sont tous deux à un stade déjà avancé et si les cotylédons sont nettement formés dans celui de la figure 18, chez le plus jeune apparaissent seulement les ébauches cotylédonaire. Il est évidemment impossible d'essayer de définir aucune des règles qui président à l'édification de ces embryons. Cependant, en raisonnant par analogie, on peut penser que le développement du jeune proembryon se calque plus ou moins sur celui du type *Senecio*, il est donc plausible d'assigner une origine aux étages particulièrement nets que nous apercevons dans cette figure 15.

(1) L'embryogénie du *Gerbera Aniandra* Schultz a fait récemment l'objet d'une publication ukrainienne (82). Seuls sont représentés les tout premiers stades du développement embryonnaire. Les trois figures montrant respectivement trois embryons bicellulaire, quadricellulaire (tétrade en I de la catégorie A_2) et octocellulaire, sont absolument insuffisantes pour permettre de rattacher le type embryonomique du *Gerbera Aniandra* à un quelconque mégarchétype. L'étude embryologique (98) du *Gerbera Jamesoni* n'apporte aucun renseignement complémentaire du point de vue embryogénique. DAHLGREN (44) ne s'est intéressé qu'à l'albumen du *Mutisia Candolleana* Jardn. Et il ne semble pas possible de se fonder sur les travaux de KAPIL et SETHI (76) pour définir avec certitude le type embryonomique de l'*Ainsliaea aptera* DC.

La limite de la partie cotylée ne fait aucun doute. L'hypocotyle représente les deux grands étages sous-jacents dont les cellules se sont multipliées, formant ainsi plusieurs couches cellulaires à l'intérieur des étages initiaux.

Dans l'étage inférieur, qui est particulièrement distinct, on remarque quelques parois horizontales qui prouvent, étant donné la hauteur de ces cellules, que deux assises superposées vont se différencier. La figure 18 montre parfaitement la réalisation de ce phénomène : l'assise supérieure fournit les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et l'inférieure, le primordium de la coiffe.

Ainsi les destinées de ces étages ne nous semblent-elles pas douteuses et seules sont imprécises leurs origines. Cependant, en admettant un développement embryonomique semblable à celui des Composées dans les jeunes stades, la seule difficulté réside dans l'origine des deux étages de l'hypocotyle. Proviennent-ils chacun d'un seul élément m et n ? sont-ils issus tous deux de la couche m ? il est impossible de répondre avec certitude.

Pourtant, la disposition des premières cellules des deux assises, cellules encore parfaitement visibles, laisse croire à une origine distincte pour chaque assise. Si cette conception s'avérait exacte, il faudrait en conclure à un développement semblable à celui du type *Carduus*, les deux éléments m et n fournissant l'hypocotyle, l'étage α étant une hypophyse véritable et donnant naissance à la fois aux initiales de l'écorce et au primordium de la coiffe.

Cependant, s'il est très probable que l'embryogenèse du *Gerbera Jamesoni* est conforme à celle du *Carduus nutans*, il est impossible de le démontrer à l'aide des seuls embryons que nous avons pu étudier : c'est seulement l'observation régulière de nombreux et différents types d'embryons de Composées qui nous incite à cette conclusion.

B. - SOUS-FAMILLE DES LIGULIFLORES

TRIBU DES CICHORIEES

GENRE *Scolymus**Scolymus maculatus* L.

A partir d'un proembryon bicellulaire (fig. 1, Planche XIX) issu de l'oosphère, on obtient, grâce à la bipartition des deux éléments *ca* et *cb*, une tétrade en T de la catégorie A_2 (fig. 3).

En dehors de très nombreuses tétrades en T que nous avons examinées dans cette espèce, il nous a été donné de rencontrer une tétrade en C (fig. 4) dont la présence est pour le moins inhabituelle chez les Composées et sans signification vu son extrême rareté.

On assiste alors à une accélération rapide des vitesses de segmentation des éléments provenant de la cellule *cb*; les étages *m*, *n*, *c* et *p* se forment très vite et la cellule *p* elle-même fournit plusieurs cellules superposées qui seront à l'origine d'un suspenseur très long et filamenteux.

Par contre, les quadrants sont assez longs à se former. Les octants s'édifient suivant le mode habituel des Composées, à l'aide de parois anticlines qui séparent les prismes α et β (fig. 8-13).

Cependant, il est certain que les octants de nombreux embryons s'édifient différemment (fig. 9 - 10). Dans ce cas, des parois horizontales s'insèrent sur les membranes limitant les quadrants entre eux et viennent s'attacher sur leur membrane périphérique. Il s'édifient donc de la même façon que ceux que nous avons observés chez le *Carlina acaulis*. Ce mode d'édification provoque chez les embryons plus âgés la formation de deux couches superposées dans l'étage *q*; elles correspondent aux deux assises quadricellulaires d'octants.

Les deux étages *m* et *n* grandissent en gardant une importance comparable; il est intéressant de noter que les divisions horizontales, se produisant très tardivement, les deux assises restent longtemps

formées d'une seule couche cellulaire ; cela permet de leur assigner facilement des limites précises. Quant à l'étage *o* que nous ne verrons qu'une seule fois (fig. 19) se diviser transversalement, sa place est parfaitement marquée au-dessus des cellules lâches et très nombreuses issues de l'élément *p*.

Les limites et l'origine des différents étages ainsi fixées, l'examen des embryons plus âgés (fig. 19 - 22 - 23 et 25) nous permet de définir leurs destinées :

L'étage *q* fournit la partie cotylée et le point végétatif ; les deux assises *m* et *n* se partagent l'édification de l'hypocotyle. S'il n'est pas douteux que l'assise *o* engendre les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, il n'est pas absolument certain qu'elle soit aussi à l'origine du primordium de la coiffe. En effet, les cellules de cet étage manifestent peu de tendance à se séparer transversalement pour former deux couches superposées ; un seul embryon (fig. 19) montre de semblables divisions ; cependant, nous avons souvent constaté chez d'autres espèces que ce phénomène se produisait assez tar-



PLANCHE XIX

Fig. 1 à 26. *Scolymus maculatus* L. Les principales étapes du développement de l'embryon. Gr. : 300 pour les figures 1 à 23 et 25-26 ; 180 pour la fig. 24.

divement. Il est donc possible que ces cloisons n'apparaissent qu'à un stade plus avancé que celui auquel est représenté l'embryon de la figure 23.

En outre, la hauteur des cellules de l'étage *o* semble trop importante dans les embryons âgés (fig. 22-23-25) pour que cette assise donne seulement naissance aux initiales de l'écorce.

Toutes ces raisons nous incitent à penser que l'assise *o* se comporte comme une véritable hypophyse engendrant à la fois les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et le primordium de la coiffe.

L'examen attentif de certains embryons (fig. 9-15) montre sans doute un mode de développement différent de l'élément *o*, celui-ci semble subir initialement une mitose qui sépare à l'aide d'une paroi horizontale deux cellules superposées ; quoi qu'il en soit, les destinées sont toujours semblables et il faut sans aucun doute considérer l'étage *o* comme une véritable hypophyse et rattacher étroitement le type embryonomique du *Scolymus* à celui du *Carduus nutans*.

Le fait de trouver ce type de développement chez une espèce du groupe des Liguliflores est particulièrement intéressant ; nous aurons l'occasion d'en reparler longuement plus tard.

Le dessin représenté en 26 montre un cas de polyembryonie chez le *Scolymus maculatus*. Les deux embryons qui s'éditent de façon très normale semblent provenir, d'après leur position dans le sac embryonnaire, d'un même embryon initial dans lequel deux blastomères se seraient différenciés pour redonner chacun un embryon distinct.

Le dessin 24 représente un embryon bicellulaire au milieu d'un albumen qui ne possède encore que quatre cellules. Nous n'avons malheureusement pas pu assister à la première division du noyau secondaire ; il ne nous est donc pas permis d'affirmer l'existence d'un albumen cellulaire dans cette espèce ; cependant cette hypothèse paraît très probable.

- II -

LES CARACTERES EMBRYOGENIQUES
DES COMPOSEES

Après l'étude spéciale et détaillée de l'embryogenèse d'un certain nombre de représentants de la famille des Composées, nous classerons, dans un premier chapitre, ces données et celles de nos prédécesseurs suivant une méthode permettant de comparer et d'utiliser facilement ces résultats. C'est à l'aide de ceux-ci que nous essaierons, ensuite, d'apporter quelques éclaircissements au problème de la phylogénie des espèces au sein de la famille des Composées. Nous fondant initialement sur les critères embryologiques, nous consacrerons un dernier chapitre à l'étude des affinités profondes qui lient les Composées à certains groupes de la classe des Dicotylédones.

La formule suivante résume parfaitement l'embryogenèse de toutes les espèces étudiées :

$$ca = pco + pvt$$

$$cb = phy + icc + iec + co + s$$

De cette formule, il ressort en premier lieu un fait essentiel : la parfaite unité de l'embryogenèse des Composées. Celle-ci se trouve encore renforcée par l'existence permanente chez les Composées d'une tétrade en T de la catégorie A_2 .

La formule de développement ci-dessus implique l'appartenance des Composées à la première période du système embryogénique de R. SOUEGES, les deux cellules apicale *ca* et basale *cb* concourant l'une et l'autre à l'édification de l'embryon. Les destinées de la cellule basale *cb* sont identiques à celles qui définissent le mégarchétype II ; en effet, celle-ci engendre la partie hypocotylée, les initiales du cylindre central, les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, la coiffe et le suspenseur.

Ce mégarchétype II possède d'ailleurs comme chef de file une espèce de la famille des Composées puisque c'est le *Senecio vulgaris* que R. SOUEGES a choisi comme archétype représentatif.

A l'intérieur de ce cadre très strict dont aucune espèce de Composées ne s'écarte, il nous a été possible d'établir plusieurs groupes répondant chacun à un sous-archétype distinct ; ceux-ci diffèrent les uns des autres par des variations se manifestant dès la seconde ou la troisième génération, provoquant des transformations importantes dans les destinées des blastomères initiaux ;

ainsi, répondant aux lois qui président à la définition du mégarché-type II, trois types ont-ils été définis avec certitude : le type *Senecio*, le type *Calendula* et le type *Carduus*.

Nous ne reviendrons pas sur les deux premiers dont nous avons exposé longuement le développement ; le troisième a fait l'objet d'une description détaillée à l'occasion de l'étude du développement de l'embryon chez le *Carduus nutans*.

Le tableau reproduit ci-dessous indique les destinées des blastomères du proembryon pendant les quatre premières générations dans chacun des trois types.

Type <i>Senecio</i>	Type <i>Calendula</i>	Type <i>Carduus</i>
1. Première Génération		
$\begin{aligned} (ca &= pco + pvt \\ (cb &= phy + icc + iec + co + s \end{aligned}$		
II. Deuxième Génération		
$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= phy + icc \\ (ci &= iec + co + s \end{aligned}$		$\begin{aligned} q &= pco + pvt \\ m &= 1/2 phy \\ ci &= 1/2 phy + icc + iec + co + s \end{aligned}$
III. Troisième Génération		
$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= phy + icc \\ (n &= iec \\ (n' &= co + s \end{aligned}$	$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= phy + icc \\ (n &= iec + co \\ (n' &= s \end{aligned}$	$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= 1/2 phy \\ (n &= 1/2 phy + icc \\ (n' &= iec + co + s \end{aligned}$
IV. Quatrième Génération		
$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= phy + icc \\ (n &= iec \\ (o &= co \\ (p &= s \end{aligned}$	$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= phy + icc \\ (n &= iec + co \\ (o &= 1/2 s \\ (p &= 1/2 s \end{aligned}$	$\begin{aligned} (q &= pco + pvt \\ (m &= 1/2 phy \\ (n &= 1/2 phy + icc \\ (o &= iec + co \\ (p &= s \end{aligned}$

Ce tableau montre que les types *Carduus* et *Calendula*, dont l'identité est parfaitement définie grâce à la seule loi des destinées, doivent être considérés comme de véritables sous-archétypes, le type *Senecio* restant le chef de file du mégarchétype II.

Les différences séparant ces trois types embryonomiques sont profondes et portent sur des caractères essentiels fournis par les blastomères doués de potentialités constructives intéressant les parties fondamentales de l'embryon.

On observe aussi de fréquentes variations dans les destinées des blastomères qui ne participent pas à l'édification des régions principales du sporophyte. Le type du *Bellis perennis*, décrit pour la première fois par E. CARANO, en est un exemple frappant. La seule différence existant entre le type *Senecio* et celui du *Bellis* repose sur les destinées de l'étage *o*; chez celui-là, la couche supérieure de la coiffe est fournie par l'étage *o*; chez celui-ci, c'est seulement la cellule fille supérieure de *o* qui est à l'origine de l'assise calyp-trogène. Ces différences n'apparaissent qu'à la quatrième génération. D'autre part, elles n'affectent que des tissus résorbés au cours de la vie intraséminale, ou, au plus, lors de la germination.

Type Senecio	Type Bellis
I. <u>Première Génération</u> $(ca = pco + pvt)$ $(cb = phy + icc + iec + co + s)$	
II. <u>Deuxième Génération</u> $(q = pco + pvt)$ $(m = phy + icc)$ $(ci = iec + co + s)$	
III. <u>Troisième Génération</u> $q = pco + pvt$ $m = phy + icc$ $n = iec$ $n' = co + s$	
IV. <u>Quatrième Génération</u> $q = pco + pvt$ $m = phy + icc$ $n = iec$ $o = co$ $p = s$	$q = pco + pvt$ $m = phy + icc$ $n = iec$ $o = co + 1/2 s$ $p = 1/2 s$

On conçoit dès lors facilement que les critères fondés sur les variations de ces seuls blastomères ne puissent pas servir à l'établissement des caractères essentiels permettant la création d'archétypes. Dans ces types de développement, que J. VERNIN et moi-même avons fréquemment observés, les destinées exactes des étages cellulaires inférieurs sont délicates à définir avec certitude. Il faut, pour ce faire, travailler sur un matériel très âgé, ce qui augmente beaucoup les difficultés déjà grandes d'observation ; aussi nous contenterons-nous, pour notre part, de citer l'existence de ces développements sans essayer d'en tirer parti pour l'établissement d'une systématique quelconque.

Il nous a semblé particulièrement important de ne pas élever au rang de type embryonomique distinct des modes de développement résultant de modifications qui ne mettent pas en jeu la loi des destinées. Ainsi l'embryogenèse du *Carlina acaulis* se rattache-t-elle étroitement à celle du *Carduus nutans*. Cependant, elle présente un caractère absolument constant qui la différencie de la presque totalité des modes de développement rencontrés chez les Composées : la séparation des octants se réalise à l'aide de parois tangentielles alors que tous les embryons de Composées édifient leurs octants d'une façon très particulière, nécessitant la mise en oeuvre de parois anticlines spéciales et l'existence de cellules α et β caractéristiques de l'embryogenèse des Composées. Chez le *Carlina acaulis* on observe la formation simple et classique d'octants formés de deux groupes superposés de quatre cellules circumaxiales. Une telle disposition justifie-t-elle la création d'un archétype supplémentaire ? Nous ne le pensons pas. En effet, cette différence, s'exprimant grâce à la seule loi des dispositions, n'entraîne aucune variation dans les destinées des blastomères. Aussi suivrons-nous les idées de R. SOUEGES, qui établit en quelque sorte un principe de subordination des lois embryogéniques :

"On notera que la loi des destinées, et, par le fait même, celle des origines qui en est comme la contre-partie nécessaire, entrent en jeu en tout premier lieu et servent à la séparation de tous les types, même de ceux qui, à beaucoup d'autres points de vue, présentent le plus d'analogies. On remarquera, par contre, que la loi des dispositions et celle des nombres ne jouent, pour la détermination des caractères essentiels, qu'après les deux autres, dans le cas seulement de types bien distincts, et encore lorsqu'on considère la disposition et le nombre des seuls blastomères constructifs" (147).

Dès lors, nous n'hésitons pas à faire du *Carlina acaulis* un exemple parfait de type embryonomique secondaire.

Il semble d'ailleurs que ce caractère soit parfois assez fluctuant : certaines espèces (*Scolymus*) montrent l'existence simultanée des deux modes d'édification des octants. Comme il est diffi-

cile d'en tirer une conclusion catégorique, il semble prudent de ne pas donner à ce caractère trop d'importance.

On rencontre, en outre, de multiples exceptions dans l'application de la loi des dispositions lors de l'établissement des différents étages embryonnaires. Nous en avons examiné plusieurs en détail lors de l'étude particulière de quelques espèces (*Cnicus* (type *Calendula*), *Carduus nutans* étage 9 } et nous avons vu qu'il n'est pas rare que des dispositions différentes conduisent à des destinées semblables. S'il en est rarement ainsi à propos des étages engendrant les parties constructives de l'embryon, les blastomères végétatifs montrent, par contre, une très grande irrégularité dans le mode d'édition de leurs étages. Ceux-ci, ne participant pas à l'élaboration des tissus fondamentaux du sporophyte, semblent suivre des règles moins strictes que celles auxquelles répondent les blastomères du pôle germinatif. C'est dire qu'il convient d'être très prudent dans l'utilisation de tels critères. Pour notre part, nous n'en tirerons aucun parti systématique, espérant que des investigations plus poussées et des connaissances plus approfondies permettront plus tard leur utilisation.

A propos de l'embryogenèse des Composées, la loi des nombres est très rarement respectée, et l'équipollence du nombre des blastomères provenant de *ca* et de *ct* ne se rencontre pas souvent chez les jeunes embryons octocellulaires ou décahexacellulaires. Cependant, ces irrégularités, dues à des accélérations ou à des ralentissements de la puissance de division des blastomères, n'entraînent jamais de transformation dans la répartition des potentialités constructives. Il semble donc impossible d'utiliser les variations résultant de l'inobservation de la loi des nombres, d'autant plus qu'elles obéissent rarement à des règles précises.

Telles sont les raisons pour lesquelles, sans compter le type *Senecio* représentatif du mégarchétype, nous limitons le nombre des sous-archétypes à deux : le type *Calendula* et le type *Carduus* ; à ce dernier nous rattachons, à titre de type secondaire, le *Carlina acaulis*.

Le tableau suivant classe les différentes espèces que nous avons étudiées, suivant leur appartenance aux trois types définis précédemment.

Nous avons pris soin de ne représenter que les espèces dont l'embryogénie est absolument sûre, éliminant celles pour lesquelles, n'ayant pu obtenir le matériel suffisant, il ne nous a pas été possible de définir avec rigueur les lois du développement.

On observe - et c'est là le fait le plus frappant - l'existence d'un développement identique dans les espèces d'une même tribu. Ainsi l'exemple des Cinarées semble-t-il particulièrement démonstratif ; on

n'y rencontre qu'une seule exception, le *Cnicus benedictus* dont l'embryogenèse, au lieu de suivre le type *Carduus*, se rattache à celle du type *Calendula*.

Chez les Calendulées, pour lesquelles les investigations portent uniquement sur les deux seuls genres indigènes, nous avons toujours constaté l'existence du type très particulier que CARANO a décrit chez le *Calendula arvensis*.

Le *Scolymus maculatus* nous montre un fait plus exceptionnel. C'est, en effet, la seule espèce, parmi les Liguliflores, dont le développement ne se conforme pas aux règles décrites à propos du *Senecio vulgaris*. L'embryogenèse du *Scolymus* se rattache étroitement à celle du *Carduus*.

Nous ne parlerons pas du *Gerbera Jamesoni* dont le type n'a pas été défini avec toute la rigueur nécessaire.

Ainsi, deux espèces seulement ne répondent pas au type général de la tribu à laquelle ils appartiennent. Nous reviendrons plus loin sur ces exceptions pour essayer de donner une interprétation de ces résultats.

Il est sans doute prématuré, dans l'état actuel de nos connaissances embryogéniques sur les Composées, de dresser un tableau semblable à celui que nous avons établi précédemment comportant toutes les tribus de cette famille. Deux raisons, semble-t-il, s'y opposent. D'une part, très peu d'espèces ont encore été étudiées en comparaison du nombre immense de représentants de cette famille. Ainsi deux tribus n'ont-elles encore donné lieu à aucune recherche embryogénique : les Vernoniées et les Arctotidées ; d'autres ne sont connues que par l'étude d'une seule espèce : les Eupatoriées et les Mutisiées.

D'autre part, les données fournies par quelques auteurs ne sont pas toujours suffisantes pour définir le type embryonomique d'une espèce. Si les dix neuf espèces étudiées chez les Liguliflores se rattachent sans aucun doute au mégarchétype II, onze d'entre elles seulement peuvent être classées avec certitude dans un des trois archétypes de la famille.

Seul le *Scolymus maculatus* se rattache au type *Calendula* ; par contre, les autres, le *Cichorium Intybus* L., le *Pterotheca bifida* Fisch., le *Chondrilla Juncea* L., le *Sonchus oleraceus* L., le *Lactuca virosa* L., le *Crepis virens* L., le *Barkhausia taraxacifolia* D C., l'*Hieracium umbellatum* L., dont les lois du développement ont été établies par J. VERNIN, répondent toutes à l'archétype du *Senecio*. H. A. JONES (72) (73) a décrit une embryogenèse absolument conforme à celle du *Senecio* à propos du *Lactuca sativa* L. Plus récemment, J. VENKATESWARLU et H. MAHESWARI DEVI (187) ont étudié l'embryogenèse du *Launea pinnatifida* Cass. ; et, malgré l'absence de

	Type Senecio	Type Carduus	Type Calendula
Eupatoriées			<i>Eupatorium Ayapana</i>
Inulées	<i>Helichrysum Staechas</i>		
Calendulées			<i>Calendula officinalis</i> <i>Dimorphotheca pluvialis</i>
Cinariées		<i>Carlina acaulis</i> <i>Xeranthemum annuum</i> - Genre <i>Carduus</i> <i>C. nutans</i> , <i>C. defloratus</i> , <i>C. tenuiflorus</i> , <i>C. crispus</i> <i>Silybum Marianum</i> <i>Onopordon Acanthium</i> <i>Galactites tomentosa</i> - Genre <i>Cirsium</i> <i>C. acaule</i> , <i>C. lanceolatum</i> , <i>C. palustre</i> - Genre <i>Centaurea</i> <i>C. Cyanus</i> , <i>C. scabiosa</i> <i>C. Jacea</i> , <i>C. aspera</i> , <i>Serratula tinctoria</i>	<i>Cnicus benedictus</i>
Liguliflores		<i>Scolymus maculatus.</i>	

quelques stades intermédiaires âgés, il semble très probable que cette espèce se rattache à l'archétype du *Senecio*. Les huit représentants de la sous-famille des Liguliflores, l'*Hypochoeris radicata* L., le *Picris hieracioides* L., le *Paraxacum officinale* Wigg., le *Sonchus palustris* L., le *Lactuca muralis* Fres., le *Lactuca perennis* L., le *Barkhausia foetida* F.W. Schmidt et l'*Hieracium aurorum* L., sur lesquels J. VERNIN n'a publié que quelques renseignements embryogéniques, ne peuvent être rangés avec certitude dans aucun des trois archétypes de la famille.

Les six tribus des Astérées, des Inulées, des Hélianthées, des Anthénidées et des Sénécionées montrent une belle unité embryogénique. Toutes les espèces examinées s'apparentent directement au mégarchétype II, et celles dont l'étude a été suffisamment poussée répondent toutes à l'archétype du *Senecio vulgaris*. Il en est ainsi du *Bellis perennis* (20) et de l'*Erigeron canadensis* L. (190) chez les Astérées. C'est dans le même mégarchétype II qu'il faut classer le *Minuria denticulata* D. C. (48); mais l'absence de stades âgés ne permet pas de définir avec rigueur l'archétype auquel il faut rattacher cette espèce.

Dans la tribu des Inulées, en dehors de l'*Helichrysum Staechas* D. C., il faut citer les récentes recherches effectuées à propos du *Podolepis jaceoides* Druce (45) et de l'*Anemobium alatum* R.Br. (47) par GWENDA DAVIS. Malgré l'absence d'embryons suffisamment âgés, il semble bien que l'on puisse penser que tous deux se développent suivant l'archétype du *Senecio*. Les travaux publiés (100) au sujet du *Leontopodium alpinum* Cass. n'apportent qu'une faible contribution à la connaissance de l'embryogenèse des Inulées. Seuls figurent quelques dessins correspondant à la première et à la seconde génération des blastomères. Ceux-ci forment une tétrade en T de la catégorie A_2 .

La tribu des Hélianthées possède peu de représentants dont l'embryogenèse ait été parfaitement définie. C'est à CARANO que nous devons la minutieuse étude de l'*Helianthus annuus* L. Dans le groupe des Ambrosiées, qu'HOFFMANN dans ENGLER et PRANTL range parmi les Hélianthées, P. CRETE (37) a caractérisé avec certitude le type *Senecio* à propos du *Xanthium strumarium* L. Le *Tridax procumbens* L., étudié par P. MAHESHWARI et ROY (99), et le *Madia sativa* Molina, dont VERNIN a pu examiner quelques embryons, doivent sans doute se rattacher au même type. D'après JOHANSEN (70), le *Silphium integrifolium* Michx., le *Silphium terebinthinaceum* Jacq. et le *Galinsoga ciliata* S.F. Blake appartiendraient au mégarchétype du *Senecio*. Les résultats publiés (7) au sujet du *Synedrella nodiflora* Gaertn. montrent que cette espèce possède un type de développement répondant au deuxième mégarchétype. Cependant, l'affirmation de l'auteur, assurant qu'il existe une hypophyse fournie par l'étage o, est loin d'être démontrée, et les embryons qu'il représente semblent contredire cette hypothèse.

La tribu des Héléniées n'a donné lieu qu'à une seule publication embryogénique : celle-ci, réalisée par J. VENKATESWARLU et H. MAHESWARI DEVI (187) a porté sur trois espèces : le *Tagetes patula* L., le *Gaillardia picta* Sweet, et le *Flaveria australasica* Hook. Si tous les jeunes stades représentés sont parfaitement démonstratifs d'un type semblable à celui du deuxième mégarchétype, les destinées des différents étages sont assez délicates à définir en raison de l'absence d'embryons de stade intermédiaire entre ceux où les étages sont encore parfaitement distincts et ceux où apparaissent déjà les ébauches cotylédonaire, dans lesquels l'organisation définitive de l'embryon est alors clairement visible. Nous rangeant à l'opinion des auteurs, nous pensons cependant que ces espèces répondent à l'archétype du *Senecio*.

A propos de l'étude précédente, nous essaierons de mieux comprendre et d'expliquer les raisons qui poussèrent P. MAHESHWARI et S. ROY à écrire au sujet de leur travail relatif au *Tridax procumbens* L.: "Nous ne pensons pas, cependant, que les catégories définies par SOUEGES soient "infaillibles" car aucune différence clairement tranchée ne peut être mise en évidence dans les stades plus vieux entre les cellules provenant de la division des différents étages".

Il est certain qu'aux stades âgés envisagés ci-dessus, l'organisation définitive de l'embryon remplace l'arrangement initial du sporophyte en étages distincts ; à partir de ce stade les étages cellulaires ne sont évidemment plus visibles. C'est la raison pour laquelle il est très difficile et quelquefois impossible de déduire les destinées des éléments du proembryon en examinant seulement un embryon âgé. D'où l'utilité absolue de pouvoir étudier les stades intermédiaires entre les embryons encore organisés en étages distincts et ceux où l'on reconnaît déjà une structure d'embryon adulte. L'absence de l'examen de ces stades aboutit automatiquement au raisonnement soutenu par P. MAHESHWARI. Aussi R. SOUEGES a-t-il toujours préconisé de suivre méthodiquement et minutieusement la marche de la croissance embryonnaire. Aucune solution de continuité ne doit exister dans l'embryogenèse et à plus forte raison lors de l'établissement de la structure définitive du sporophyte. Dans ces conditions, la filiation des blastomères et des couches cellulaires apparaît ; les destinées des étages et par conséquent les origines des différents massifs cellulaires sont alors parfaitement définis. Si "aucune différence clairement tranchée" (c'est-à-dire aucune différence visible au microscope, car c'est là sans doute ce que P. MAHESHWARI voulait entendre par cette expression), ne peut être mise en évidence sur des embryons âgés entre les massifs cellulaires d'origine diverse, ceux-ci se distinguent uniquement et catégoriquement par leur origine, parfaitement définie au préalable. Ainsi les destinées des premiers éléments de l'embryon peuvent-elles être établies d'une façon "infaillible".

Dans la tribu des Anthémidées l'étude de VERNIN (190) sur le *Chrysanthemum indicum* L. démontre l'appartenance de cette espèce au type *Senecio*. Par contre, les recherches concernant le *Tanacetum vulgare* L., l'*Anthemis tinctoria* L., le *Matricaria discoidea* DC, et deux autres espèces du genre *Chrysanthemum*, le *C. Segetum* L. et le *C. pinnatifidum* L. ont porté sur un nombre d'embryons trop restreint pour pouvoir les ranger dans un archétype déterminé ; elles suffisent cependant à les classer dans le deuxième mégarchétype. Une étude récente (46) du *Cotula australis* Hook, présente quelques dessins d'embryons, qui sans apporter de certitude absolue, permettent d'assimiler ce type de développement à celui du *Senecio*.

Le *Senecio vulgaris* dont les lois du développement ont été établies par R. SOUEGES représente l'une des deux espèces de la tribu des Sénécionées dont l'embryogenèse est parfaitement connue. C'est à J. VERNIN que nous devons l'étude de la seconde, le *Tussilago farfara* L.

Au terme de l'exposé de nos connaissances sur l'embryogénie des Composées, nous sommes obligés de citer les récents travaux de R.N. KAPIL et S.B. SETHI (76) à propos de deux espèces, l'*Ainsliaea aptera* DC. et le *Tridax trilobata* Hemsl (75). Ces deux espèces posséderaient un type embryonomique très différent de celui des autres Composées. Cependant, les nombreuses contradictions que le texte présente avec les rares dessins, ne nous portent pas à ajouter foi aux résultats imprévus qu'exposent les auteurs. D'autre part, une autre espèce du même genre *Tridax*, étudiée par P. MAHESHWARI et S. ROY, se développe conformément au type du *Senecio*. Dans ces conditions, il semble plus opportun d'écarter ces données en attendant de plus sérieuses confirmations.

- III -

LES RAPPORTS ENTRE LES DIFFERENTES TRIBUS
DES COMPOSEES

Les résultats que nous avons évoqués ci-dessus suffiraient à établir trois grandes sous-familles chez les Composées. Dans chacune de celles-ci nous rangerions les espèces possédant un archétype semblable. Mais, dans ce cas, les rapports que nous établirions entre des espèces, ou entre certains groupes, ne seraient pas d'une valeur bien supérieure à ceux que tous les systématiciens ont reconnus jusqu'ici. Le critère utilisé pourrait être placé au même rang qu'un quelconque critère morphologique ; en effet, nous continuerions à comparer des caractères existant actuellement ; or, ces formes, ne constituent jamais que le terme d'une étape dont nous ne connaissons pas l'origine. Cette difficulté est suffisamment reconnue pour que de nombreux botanistes, à seule fin de reconstituer les lignées évolutives végétales, aient eu recours à des règles permettant d'apprécier les relations qui ont pu exister entre certains phénomènes au cours de l'évolution. Celles-ci appelées "indicateurs morphologiques de la phylogénie" tirent leur origine de "rapports morphologiques tout à fait superficiels, variables avec les conditions extérieures, compris dans les seules limites de l'accident" (147).

R. SOUEGES (147) a déjà longuement discuté la valeur qu'il convient de leur accorder et conclut ainsi : "Quand la morphologie, forte seulement de ces rapports, affirme que tel caractère est primitif, tel autre dérivé, qu'une production donnée est plus ancienne qu'une autre, ou inversement, elle table uniquement sur des apparences. Les types qu'elle définit et les groupes qu'elle établit, en prenant seulement en considération les formes et les dimensions, sont des constructions comparables à des édifices qu'un architecte bâtirait en assemblant les divers matériaux de pierre, de bois, de fer, sans tenir compte de la nature ou des propriétés essentielles de ces matériaux, mais seulement de leur configuration et de leur volume".

Ainsi voit-on que les formes ne peuvent nous apporter, comme le dit R. SOUEGES (147), que "des éléments de vérité et non la vérité elle-même" ; et, ajoute-t-il, "celle-ci résulte de l'ordre que l'on introduit dans les faits . . . un ordre fondé sur les rapports rationnels." Or, un ordre fondé sur des rapports de formes contingentes et nécessairement variables ne peut représenter cette vérité que recherchent les systématiciens. C'est uniquement à l'aide d'un critère à la fois invariable aux conditions extérieures et permettant d'apprécier l'antériorité d'une espèce par rapport à une autre que

peut s'effectuer la recherche de l'enchaînement des organismes. Seul le principe qui sert de base à l'établissement des mégarchétypes semble actuellement capable de servir à cet effet. Il se fonde sur l'existence dans l'oeuf et le proembryon d'un système polarisé présentant deux pôles, l'un supérieur ou germinatif, l'autre inférieur ou végétatif. La répartition des potentialités constructives et des potentialités de sécrétion est variable entre les cellules initiales des deux pôles et R. SOUEGES (147) a montré que la concentration des potentialités constructives dans la cellule apicale allait de pair avec une évolution plus poussée et partant avec une apparition plus tardive dans la lignée considérée.

Il n'est évidemment pas question de nier l'utilité des données classiques qui restent indispensables à l'établissement de toute systématique ; mais il n'est pas douteux que les fondements de la classification naturelle doivent reposer sur les données embryogéniques.

Sur ces principes, nous tenterons, avec les éléments peu nombreux qui sont en notre possession, d'envisager une classification de la famille des Composées.

Deux groupes retiennent tout d'abord notre attention : les Cinarées et les Liguliflores. Tous deux sont parfaitement définis ; et l'existence de deux types embryonomiques bien distincts dans chaque groupe confirme l'unité que leur confèrent les données morphologiques exposées au début de ce travail. L'étude de la concentration des potentialités chez ces deux types permet d'affirmer l'existence d'un développement plus archaïque chez les Cinarées que chez les Liguliflores. De plus, la présence chez le *Scolymus maculatus* L. d'une embryogenèse semblable à celle que l'on constate chez les Cinarées est particulièrement intéressante.

Le *Scolymus maculatus* est une espèce de la famille des Composées ; elle a toujours été rangée parmi les Liguliflores en raison de son capitule présentant des fleurs ligulées très caractéristiques. La présence de canaux sécréteurs dans la racine, en plus des laticifères réticulés qui existent seuls chez les Liguliflores, a été confirmée par COL (24) après les travaux de VAN TIEGHEM (185) ; LAVIALLE (84), dans son étude sur le péricarpe des Composées, concluait ainsi : "La présence d'oxalate dans la partie interne du péricarpe est exceptionnelle chez les Liguliflores, et les *Scolymus* peuvent être considérés comme des termes de passage".

Si l'embryologie du *Scolymus maculatus* montre un archaïsme certain, comparable à celui des Cinarées, les caractères morphologiques sont, en dépit de certaines particularités, très proches de ceux des Liguliflores. La présence simultanée des tissus sécréteurs spécifiques de chacun des groupes nous amène directement à faire du *Scolymus* un terme de passage entre les deux tribus. La notion

d'antériorité introduite par le critère embryogénique nous autorise à envisager le processus évolutif de ces deux groupes à partir d'un type intermédiaire et sans doute antérieur, dont le *Scolymus* pourrait être un vestige.

A partir de cette branche initiale, ou de cet ancêtre commun, se serait différencié un groupement végétal aujourd'hui représenté par les Cinarées. Plus tard, seulement, auraient divergé les espèces dont les descendants sont groupés actuellement sous le nom de Liguliflores.

Les Cinarées possèdent une unité embryogénique remarquable. On rencontre parfois quelques variations secondaires, mais s'il arrive à l'embryogéniste de déceler une différence entre l'embryogénèse des espèces du genre *Centaurea* et celle des autres Cinarées, il lui est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de la traduire en une loi précise. Ainsi ce groupe manifeste-t-il une fois de plus sa cohésion devant les investigations les plus poussées et les plus diverses. Cependant, les renseignements nous font malheureusement toujours défaut sur l'embryogénèse des Echinopsidinées.

Le groupe des Carlininées se distingue par l'existence chez le *Carlina acaulis* L. d'un type embryonomique répondant au type *Carduus*, mais s'en écartant légèrement par le mode d'édification des octants. Ce caractère confirme le bien-fondé de la séparation d'un groupe des Carlininées. La structure et le développement du péricarpe les éloignent, d'après LAVIALLE (84), des Carduinées et des Centauréinées. Contrairement à ce qui se passe chez ces dernières, l'oxalate de calcium fait toujours défaut dans la partie interne du péricarpe des Carlininées ; celui-ci porte de nombreux poils tecteurs de structure très particulière, caractéristiques de ce groupe. Le faible développement de l'épiderme du tegument seminal chez les Carlinées est un caractère qui s'ajoute à ceux du péricarpe pour permettre à LAVIALLE de séparer nettement les Carlininées des "Cinarées vraies". Celles-ci sont formées, d'après cet auteur, par la réunion des Carduinées et des Centauréinées ; il est certain que nous aurions, comme lui, tendance à rapprocher ces deux groupes que rien ne semble beaucoup séparer, pour ne conserver, chez les Cinarées, que trois grands groupes : Les Carduinées (comprenant les Centauréinées), les Carlininées et les Echinopsidinées.

Cependant, certains caractères anatomiques et en particulier ceux qui concernent l'appareil sécréteur interne semblent s'adapter difficilement à cette classification. COL (24), utilisant les seuls critères de l'appareil sécréteur interne, sépare trois groupes parmi les Cinarées : les Echinopsidinées, les Centauréinées et les Carduinées auxquels il rattache les Carlininées malgré de légères dissemblances. La différence que nous n'avons fait qu'entrevoir entre le type

embryogénique du *Centaurea* et celui du *Carduus* existe-t-elle réellement ? De toute manière, il est certain que l'état de nos connaissances ne nous permet absolument pas de la définir. Aussi nous semble-t-il plus opportun de conserver la classification habituelle séparant quatre groupes dans les Cinarées : Carduinées, Centauréinées, Carlininées et Echinopsidinées.

Le *Cnicus benedictus* est la seule espèce connue du groupe des Cinarées répondant à un type embryonomique identique à celui du *Calendula*. Le caractère exceptionnel de cette particularité n'en diminue pas l'intérêt et va nous permettre de préciser les relations qui existent entre les Calendulées et les Cinarées.

Considéré par certains comme une espèce du genre *Cirsium*, par d'autres du genre *Centaurea*, le *Cnicus benedictus* a été élevé au rang de genre sous des noms différents : *Carbenia* (ADANSON), *Benedicta* (BERNHEIM), *Cnicus* (GOERTNER) ; mais, si la place que l'on doit lui attribuer dans la tribu des Cinarées reste toujours difficile à définir, il a toujours figuré parmi les membres de cette tribu.

Les caractères morphologiques des Calendulées ne les situent franchement dans aucun groupe de la famille des Composées. Cependant, les Cinarées présentent des caractères très voisins ; en effet, ces deux tribus possèdent seules un renflement du style au-dessous des branches stigmatiques ; ce critère est sans doute le plus constant et le plus spécifique de ces deux groupes. De plus, l'étude de l'appareil interne montre dans la racine l'existence de canaux sécréteurs semblables dans les deux tribus. Aussi DE CANDOLLE (18) n'hésite-t-il pas à ranger les Calendulées dans les Cinarées. Cependant, certains caractères des Cinarées ne se retrouvent pas chez les Calendulées ; c'est ainsi que la structure spéciale du tégument séminal des Cinarées, dont l'épiderme sclérifié est allongé radialement, n'existe pas dans la seconde tribu. Certains auteurs se sont servis pour séparer les deux groupes de l'existence de capitules radiées chez l'un, tandis que l'autre ne possédait que des fleurs tubuleuses. Mais nous ne reviendrons pas sur ce critère, sachant le peu de valeur qu'il convient de lui accorder.

Ces deux groupes sont sans nul doute étroitement liés, mais la présence de deux types embryonomiques franchement différents dans les deux tribus infirme l'opinion de DE CANDOLLE ; les deux tribus des Calendulées et des Cinarées doivent être séparées.

L'examen de l'embryogenèse montre, chez le *Carduus*, un développement nettement archaïque dont l'antériorité par rapport au type *Calendula* ne fait aucun doute ; en outre, l'existence, chez le *Cnicus benedictus*, d'un type embryonomique semblable à

celui du *Calendula* laisserait penser que le *Cnicus* représente un terme de passage entre les deux groupes.

Dans ces conditions, il semble possible d'envisager le *Cnicus benedictus* comme un vestige d'une lignée dérivant directement des Cinarées et à partir de laquelle se sont différenciées les Calendulées.

En raison de nombreuses difficultés techniques et malgré de patients travaux, nous n'avons pu obtenir aucun renseignement sur l'embryon des *Vernonia*, du *Venidium* et des *Arctotis*. Aussi l'embryogenèse des deux tribus des Vernoniées et des Arctotidées reste-t-elle pratiquement inconnue. Chez les Arctotidées la présence, d'après DAHLGREN (44), chez *l'Ursinia anthemoides* Gaertn., d'un haustorium volumineux provenant des synergides démontre un caractère embryologique semblable à celui que l'on a toujours observé chez les *Calendula*, et tendrait à resserrer les liens qui unissent ces deux tribus dont tous les caractères sont si proches.

Six autres tribus - Astérées, Inulées, Hélianthées, Héléniées, Anthémidées et Sénécionées - présentent une unité embryogénique remarquable puisqu'aucun type de développement différent de celui de l'archétype du *Senecio* n'a pu être mis en évidence.

L'unité embryogénique de ces six tribus, que leurs caractères morphologiques rapprochent par ailleurs étroitement, permet d'en faire un groupe parfaitement défini. Elles restent cependant solidement apparentées aux autres Tubuliflores par leur organisation florale et leur anatomie interne. La concentration des potentialités constructives dans le jeune sporophyte montre une évolution plus poussée dans ce groupe que dans celui des Cinarées que nous considérons comme le plus archaïque des Tubuliflores. Le type auquel se rapportent les tribus des Astérées, des Inulées, des Hélianthées, des Héléniées, des Anthémidées et des Sénécionées présente pourtant un critère évolutif moins avancé que celui auquel répondent les *Calendulées*.

Par contre, la tribu des Eupatoriées se distingue par la présence, chez *l'Eupatorium Ayapanæ* Vent., seul représentant de ce groupe sur lequel nous ayons des renseignements précis, d'une embryogenèse entièrement identique à celle du *Calendula*.

L'existence chez les Eupatoriées d'un type embryonomique comparable à celui des *Calendulées* permet d'envisager ainsi l'origine de ces différentes tribus : le groupe formé des Astérées, Inulées, Hélianthées, Héléniées, Anthémidées et Sénécionées, se serait séparé du phylum qui a donné naissance aux Cinarées actuelles antérieurement à la naissance de la tribu des *Calendulées*. Issue de la branche aboutissant à ce groupe, la tribu des Eupatoriées se serait apparue plus tardivement.

Schéma N° 1

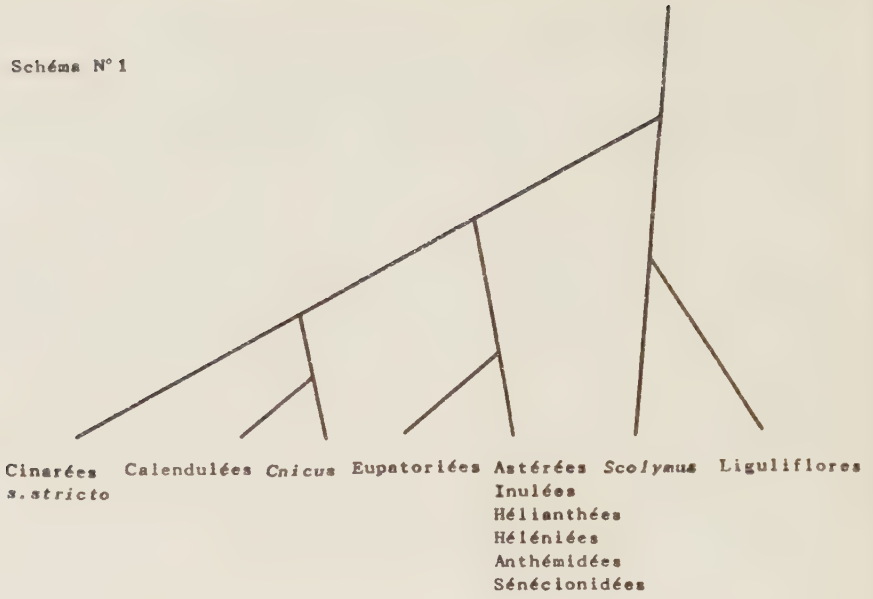
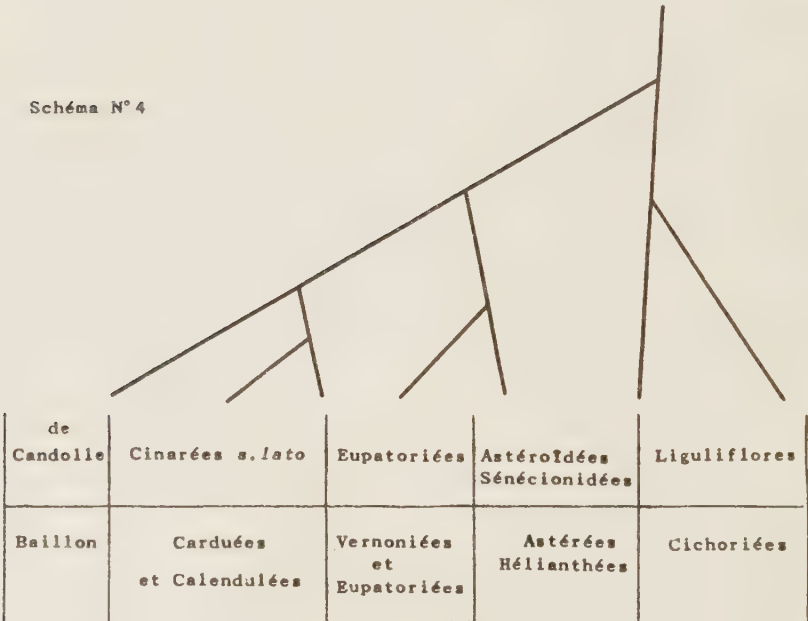


Schéma N° 4



Ces résultats établis uniquement à l'aide de considérations purement embryogéniques peuvent être résumés dans le schéma n° 1. De semblables lignées phylogénétiques, fondées sur un seul critère, aussi valable soit-il, garderont toujours un caractère d'hypothèse fragile tant que d'autres données ne seront pas venues la confirmer. Parfaitement conscient de cette objection, nous avons tenté de vérifier le bien-fondé des rapprochements auxquels nous avons abouti à l'aide de données morphologiques classiques.

L'étude particulièrement approfondie de l'appareil sécréteur interne chez les Composées a été réalisé par COL (24). Elle montre l'existence de groupes possédant des caractères distincts et constants. Ecartant les Vernoniées, les Arctotidées et les Mutisiées sur lesquelles nous n'avons pas de renseignements embryologiques, nous envisagerons seulement, dans les autres tribus, la présence des laticifères et des canaux sécréteurs, car ce sont les caractères qui présentent le plus d'intérêt. Dans la racine, on constate que la répartition de ces appareils de sécrétion concorde exactement avec les deux grandes sous-familles des Liguliflores et des Tubuliflores : chez celles-ci, présence unique de canaux sécréteurs, chez celles-là seules, se rencontrent des laticifères.

Nous ne reviendrons pas sur le cas du *Scolymus maculatus* chez lequel on trouve simultanément des canaux et des laticifères. Ce caractère, joint à différents autres, nous a permis de faire du *Scolymus* un terme de passage et nous porte à croire à l'existence d'un type ancestral des Composées possédant des canaux sécréteurs et des laticifères dans la racine.

L'étude de la tige présente évidemment plus de variations dans le détail. Il ne faut pas s'en étonner si l'on songe aux multiples influences auxquelles la tige, beaucoup plus que la racine, peut être soumise. On retrouve cependant les grandes divisions rencontrées lors de l'étude de la racine ; les représentants de la branche ancestrale des Tubuliflores dont les Cinarées ne sont que les vestiges, ont dû posséder, dans la tige, comme les Cinarées actuelles, à la fois des canaux sécréteurs et des laticifères.

Par contre, les autres Tubuliflores ne renferment plus que des canaux sécréteurs ; ceux-ci vont même disparaître dans la tribu plus évoluée des Calendulées. Toutes les Liguliflores possèdent uniquement des laticifères dans leur tige et le genre *Scolymus* a également perdu les canaux sécréteurs qu'il conserve dans sa racine.

Pour ne rien omettre des généralités relatives à l'appareil sécréteur de la tige des Composées, il ne faut pas oublier que les Cinarées ne renferment pas toutes les deux types d'appareil sécréteur (canaux et laticifères) dans leur tige. Ainsi les laticifères

Schéma N° 2

Appareil sécréteur de la tige

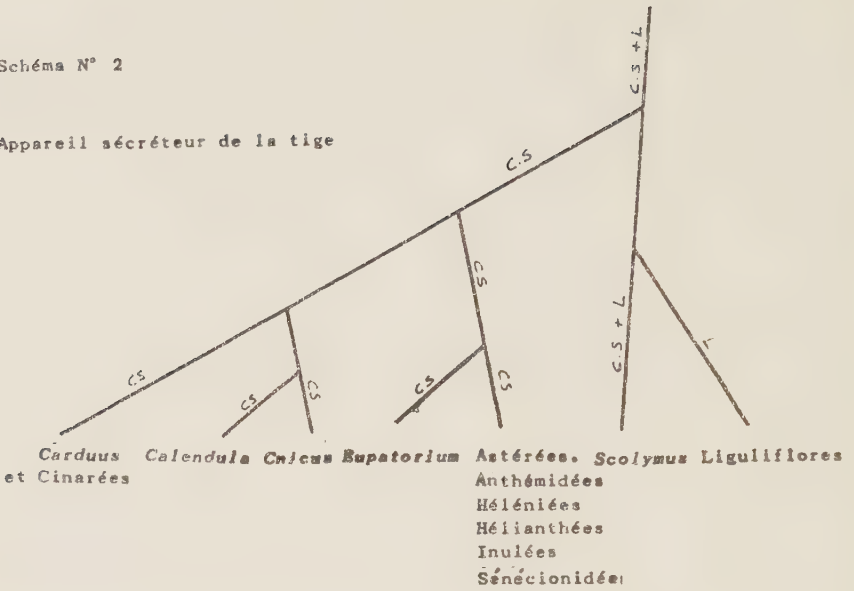
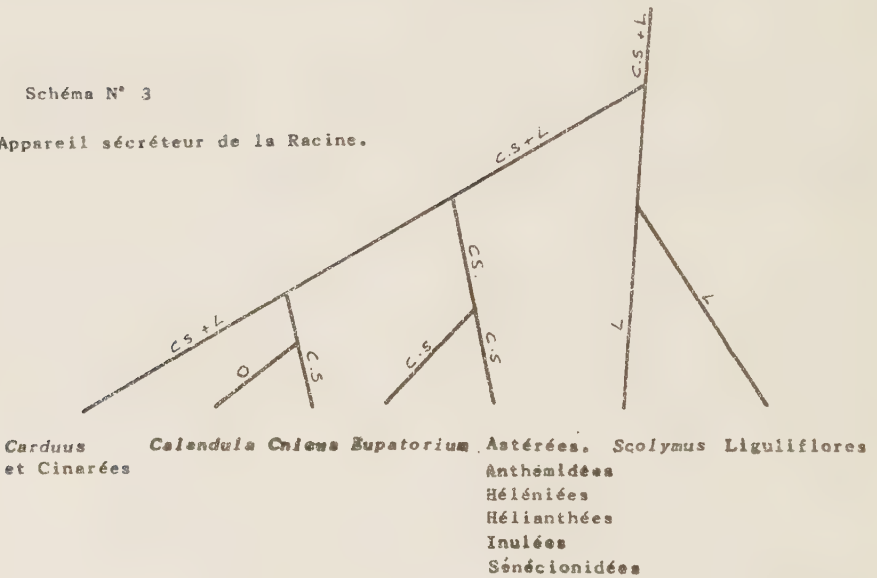


Schéma N° 3

Appareil sécréteur de la Racine.



Centaurees C.S. seulement.

C.S. = Canaux sécréteurs

L. = Laticifères

manquent-ils dans le groupe entier des Centauréinées ; mais, si ce caractère permet de faire de ce groupe une sous-tribu, il ne nous semble pas suffisant pour séparer les Centauréinées des Cinarées.

Ainsi l'appareil sécréteur de la tige et de la racine des Composées semble-t-il s'adapter, par sa présence et ses différentes variations, au schéma phylogénétique que nous avons établi sur des données purement embryogéniques. En examinant les schémas n° 2 et n° 3, on assiste, à partir d'un ancêtre commun hypothétique où se rencontrent les deux types d'appareil sécréteur, à la réduction progressive des tissus sécréteurs au fur et à mesure de leur évolution.

L'exemple des Calendulées est particulièrement démonstratif : issue d'un phylum dont les représentants possédaient sans doute des canaux sécréteurs et des laticifères dans leur tige, la branche dont nous considérons le *Cnicus* comme un vestige n'aurait conservé que les canaux sécréteurs ; les Calendulées, dérivant de cette dernière ne possèdent plus aucun appareil sécréteur dans leur tige.

-Les similitudes étroites qui existent entre les classifications de certains systématiciens et les divisions que nous avons établies grâce aux données embryogéniques (1) nous ont paru très remarquables. C'est ainsi que DE CANDOLLE englobait les Calendulées et les Arctotidées dans les Cinarées pour des raisons que nous avons exposées précédemment. Le même auteur groupait en deux tribus, les Sénécionidées et les Astéroïdées, les six tribus d'ENGLER - Astérées, Inulées, Hélianthées, Hélieniées, Anthémidées et Sénécionées - dont nous avons démontré l'unité embryogénique. Les différences séparant ces groupes étant très faibles, les limites des deux tribus de DE CANDOLLE ne correspondent pas exactement aux limites des tribus d'ENGLER. C'est ainsi que le groupe des Gnaphaliées, rangé par ENGLER dans les Inulées, est rattaché par DE CANDOLLE aux Sénécionidées, tandis que les autres représentants de la tribu des Inulées sont englobés dans les Astéroïdées. C'est dire combien tous les genres et toutes les tribus de ce groupe sont proches les uns des autres. Les Eupatoriées, par contre, forment pour DE CANDOLLE une tribu absolument distincte.

BAILLON, plus tard, sépara, dans sa série des Calendulées, les Arctotidées et les Calendulées des Carduées ; mais les deux séries des Astérées et des Hélianthées comprennent respectivement les Astérées et les Inulées d'une part, les Sénécionées, les Hélianthées, les Hélieniées et les Anthémidées d'autre part. La seule différence

(1) Nous envisagerons seulement ici la sous-famille des Tubuliflores : les Liluliflores et les Labatiflores ont presque toujours formé deux sous-familles distinctes et reconnues par la plupart des auteurs.

existant entre les classifications de BAILLON et de DE CANDOLLE repose sur le fait que pour BAILLON les Gnaphaliées sont rattachées à la série des Asters au lieu d'être incluses dans les Sénécionidées pour De CANDOLLE. Les Eupatoriées sont nettement séparées des autres tribus et forment une série dans laquelle BAILLON fait entrer les Vernoniées.

Le schéma n° 4 résume les résultats précédents et permet de comparer les groupements obtenus par les différentes méthodes. Il est suffisamment explicite pour qu'il soit inutile d'y rien ajouter si ce n'est que de telles identités de vue ne peuvent pas être dues au seul effet du hasard.

Les Cinarées semblent donc le groupe le plus ancien des Composées, et par conséquent celui dont les caractères sont les plus proches de ceux que devaient posséder les premiers ancêtres des Composées.

Se fondant essentiellement sur l'origine et la signification des faisceaux médullaires de la tige de certaines Dicotylédones, WORSDELL (205) a déjà longuement défendu l'opinion selon laquelle les Cinarées devaient être à l'origine des Composées actuelles. Il s'oppose ainsi catégoriquement aux vues de SMALL (129) qui voit dans les Sénéçons arborescents les premiers représentants de la famille. A ce sujet, s'affrontent les tenants des deux théories qui tentent d'élucider le mystérieux problème de la filiation des arbres et des herbes.

Les premiers, ARBER (2), THODAY (176), WORSDELL (205), auxquels METCALFE (105) semble se rallier, font dériver les arbres des espèces herbacées. Les seconds, BAILEY (4), SMALL (129), WHITAKER (199 - 200), EAMES (52), JEFFREY (in WORSDELL (205)), SINNOT (4), CORNER (25), soutiennent l'idée contraire et pensent que les arbres précéderent les formes herbacées. Récemment, TAKHTAJAN (175), étudiant les termes de transition entre les *Paeonia* arborescents et les *Paeonia* herbacés, cherche à démontrer que les herbes représentent une néoténie des arbres. Ce phénomène de la néoténie se manifeste par l'acquisition d'un état sexuellement adulte chez des formes encore jeunes du point de vue végétatif. Son rôle, à l'occasion de certains processus évolutifs, semble être maintenant admis par la plupart des taxinomistes. Toutefois, si la néoténie a permis d'expliquer l'énigme des *Welwitschia*, son application à des fins systématiques, aussi séduisante soit-elle, s'avère particulièrement délicate et reste le plus souvent du domaine de l'hypothèse.

Cependant, la très grande majorité des phylogénistes s'accordent aujourd'hui à penser que les herbes dérivent d'espèces arborescentes. Il faudrait donc envisager pour les Composées un ancêtre arborescent à partir duquel se seraient différenciées les formes herbacées actuelles.

Il existe peu d'arbres dans la famille des Composées. Les Sénéçons arborescents ont permis à SMALL d'établir sa théorie sur l'origine des Composées. Les *Espeletia* des Andes, de la tribu des Hélianthées, possèdent un port absolument semblable à celui des *Senecio* arborescents. Le genre *Vernonia* de la tribu des Vernoniées renferme aussi des types arborescents. Chez les Cinarées, à défaut de formes arborescentes, on trouve quelques rares espèces arborescentes (*Staehelina*).

En résumé, il est important de noter qu'il existe chez les Composées plusieurs genres possédant des types arborescents et que ceux-ci appartiennent à des tribus différentes. Aussi faut-il penser que toutes les tribus des Composées furent à l'origine uniquement formées d'espèces arborescentes et que seules certaines d'entre elles ont survécu jusqu'à nous. Dans ces conditions, les Cinarées, dont les caractères profonds, tant anatomiques (WORSDELL) qu'embryogéniques, prouvent l'archaïsme, peuvent être considérées comme les vestiges des premières Composées malgré l'absence de formes arborescentes parmi leurs représentants actuels.

Si J. C. WILLIS (202) suppose que le genre *Senecio* est le plus ancien de la famille des Composées en raison de sa dispersion et du nombre de ses représentants, il admet aussi que, souvent, certains genres plus anciens et particulièrement bien adaptés à des régimes climatiques spéciaux et à des conditions particulières, sont restés dans ces régions et n'ont pas pu se répandre à travers le monde. Telle fut sans doute l'histoire des espèces de la tribu des Cinarées dont on connaît la remarquable adaptation à la sécheresse et l'étroite localisation à la région méditerranéenne.

- IV -

LA PHYLOGENIE DES COMPOSEES

A. - HISTORIQUE

L'origine et les affinités de la famille des Composées, que la plupart des auteurs s'accordent toujours à placer au sommet de la classification, sont restées très contestables.

Pour mieux comprendre les difficultés auxquelles se sont heurtés les botanistes à propos de la phylogénie des Gamopétales inférovariées, nous exposerons rapidement les théories des systématiciens ; nous examinerons ensuite les résultats auxquels ont abouti les travaux d'anatomie et enfin, plus spécialement, les recherches embryologiques.

Les premiers botanistes rangèrent les familles suivant des méthodes le plus souvent arbitraires, reposant sur l'étude d'un seul caractère; celui-ci devait être avant tout d'une observation facile ; cependant, la ressemblance de nombreuses espèces entre elles les amenèrent à découvrir des groupements naturels. Ceux-ci, comme le montre très clairement SPRAGUE (167), ne furent pas institués arbitrairement, mais s'imposèrent d'eux-mêmes tout d'abord. C'est à ces groupements que l'on donna le nom de "familles naturelles" ; de nos jours elles ont encore conservé pour la plupart leur valeur systématique.

TOURNEFORT (178) englobe dans les Composées tous les genres de Dipsacacées connus à cette époque. Au siècle suivant, LAMARCK (83), reprenant la méthode de TOURNEFORT, fait des Composées sa troisième classe ; mais, tenant compte des études de LINNE (93) sur l'appareil sexuel mâle, il y décrit trois groupes, celui des Distinctes (à étamines libres) qui représentent les Dipsacacées actuelles et deux groupes de Syngénésiques tubuleuses et ligulaires.

Le premier Système de LINNE (93) (94) repose sur le nombre, la forme et la disposition des étamines. La Syngénésie représente une des classes de cette méthode et groupe toutes les plantes dont les étamines sont soudées par leur anthères. On y voit ainsi figurer des Composées, les *Lobelia* les *Jasione*, les Violettes et les Balsamines. Cependant, sentant les faiblesses de son système, LINNE reconnaît déjà que, parmi les plantes de la Syngénésie, seules les Composées forment une famille naturelle ; il ajoute que c'est à tort que l'on rapporte aux fleurs Composées les *Scabiosa* et les *Dipsacus*.

Une nouvelle méthode, dont il affirme "que les ordres naturels sont pris de la considération de la fructification entière", c'est-à-dire de la fleur et du fruit, est définitivement publiée par LINNÉ dans le "*Philosophia Botanica*" en 1751 (95). Les Composées forment le vingt et unième ordre, succédant à celui des Scabridées ; celui-ci groupe les genres qui représentent actuellement l'ordre des Urticales *sensu lato*. Le dix-huitième ordre, celui des *Aggregatae* renferme les Dipsacacées et Valérianacées, tandis que les *Ambrosia*, *Xanthium*, *Iva*, *Parthenium* et *Artemisia* forment l'ordre précédent des Nucamentacées.

ADANSON (1) dans ses "*Familles Naturelles des Plantes*", publie la liste des 58 familles de Bernard de JUSSIEU. Celles-ci, écrites par ADANSON sous la dictée de B. de JUSSIEU sont pratiquement semblables à celles du dernier système de LINNÉ ; seuls les genres de certaines familles ont été déplacés ; ainsi les *Artemisia* que LINNÉ plaçait dans les Nucamentacées sont-ils ramenés dans les Composées.

A. L. de JUSSIEU (74) sépare les Dicotylédones monopétales à corolle périgyne (Ericacées, Campanulacées) des Dicotylédones monopétales à corolle épigyne ; ces dernières se scindent en deux classes : l'une, possédant des anthères soudées renferme les trois ordres des *Chicoraceae*, *Cynarocephaleae* et *Corymbifereae* l'autre, à anthères distinctes, groupe les *Dipsacaceae*, les *Rubiaceae* et les *Caprifoliaceae*. Le même auteur, en raison de leur épigynie, rapproche les Composées des Dipsacacées et des Rubiacées plutôt que des Campanulacées. Il faut attendre le début du XIX^e siècle pour que les botanistes commencent à s'interroger sur les origines et la filiation des familles. La recherche des affinités des Composées donnera naissance à deux hypothèses principales. Les deux seront défendues avec plus ou moins de succès par les botanistes les plus renommés ; il semble qu'aucune des deux théories n'ait pu s'imposer et l'opinion des systématiciens reste-toujours aussi partagée.

Les défenseurs de la première hypothèse voudraient retrouver chez les Campanulacées les ancêtres actinomorphes des Composées. Le système de pollinisation est très semblable dans les deux familles ; l'existence de laticifères, de tissu criblé périmédullaire, la présence d'inuline sont autant de caractères communs. La famille des Lobéliacées, souvent décrite comme tribu des Campanulacées, formerait un type parfait de transition grâce à la soudure des anthères et à la zygomorphie de ses fleurs.

Les tenants de la seconde théorie défendent l'origine des Composées à partir des Valérianacées et des Dipsacacées, en raison des nombreux caractères communs que possèdent les fleurs et les inflorescences de ces trois familles. Le rapprochement classique des Rubiacées, des Valérianacées et des Dipsacacées a conduit certains systématiciens à penser que les Composées pouvaient dériver des Rubiacées, les Valérianacées et les Dipsacacées représentant des termes de transition.

Nous exposerons rapidement et successivement les opinions des défenseurs de l'une et de l'autre théorie.

En 1802, BATSH (8) établit une table d'affinité des familles. Il montre les relations qui unissent les différentes tribus des Composées avec les familles voisines, Campanulacées, Valérianacées, etc.

CASSINI (21) défend non seulement les rapports existant entre les Campanulacées et les Composées grâce à la similitude de leurs styles, mais aussi ceux qui permettent de relier les Dipsacacées aux Composées à l'aide des Calycéracées.

BAILLON (5), dans son "Histoire des Plantes", note les affinités des Composées ; il les expose sans envisager, semble-t-il, la moindre possibilité de filiation entre ces familles. Pour lui, les Composées se rapprochent surtout des Ombellifères, des Rubiacées et des Campanulacées ; il considère, en outre, "qu'il n'est pas logique de séparer, en familles distinctes, les Composées et les Dipsacacées".

Les trois classifications successives d'EICHLER exposées par PHILIPSON (111) sont particulièrement instructives ; elles montrent la difficulté de ces sortes d'études et confirment l'opinion de R. SOUEGES (147) selon laquelle la systématique est plus une oeuvre de parti que d'entendement. Dans sa première méthode, EICHLER établit un ordre des Aggregatae dans lequel figurent, avec les Composées, les Dipsacacées, les Valérianacées, les Caprifoliacées et les Rubiacées. Dans la seconde, ses Aggregatae ne comprennent plus les Rubiacées et les Caprifoliacées. La dernière classification montre l'ordre des Aggregatae comprenant les seules Composées dont les affinités avec les Dipsacacées semblent mises en doute par la position des Campanulacées qui précèdent directement les Synanthérées.

C'est à cette dernière thèse que se rallieront les taxinomistes allemands dont les opinions furent rassemblées par ENGLER et PRANTL (54) dans "Die natürlichen Pflanzenfamilien".

Pour WETTSTEIN (198) l'alliance des Composées avec les Campanulacées n'est pas douteuse, car, après avoir institué un ordre

des Rubiales groupant les Rubiacées, les Caprifoliacées, les Valérianacées et les Dipsacacées, il place les Composées dans l'ordre suivant des Synandreae à côté des Cucurbitacées, Campanulacées, Lobeliacées, Goodeniacées et Stylidiacées.

A la fin du siècle dernier, KIRCHNER (80) semble avoir été particulièrement impressionné par les ressemblances qu'il a notées entre l'organisation florale des Composées et des Campanulacées. Les espèces des deux familles présentent un mécanisme de pollinisation comparable. Chez les Composées, la déhiscence des anthères est introrse ; le style, dont les branches stigmatiques sont appliquées l'une contre l'autre et qui est encore très court à la maturité des grains de pollen, s'allonge rapidement et pénètre dans le tube formé par la soudure des anthères. Un bouquet de poils, situé au-dessous des branches stigmatiques, entraîne le pollen sur son passage. C'est seulement après être sorties du tube formé par les anthères que s'écartent les lames stigmatiques.

On retrouve chez les Campanulacées une protérandrie bien marquée, la déhiscence introrse des anthères, et, bien que ces dernières ne soient pas soudées mais seulement rapprochées entre elles, le pollen est souvent mis à la disposition des insectes par l'intermédiaire de poils stylaires semblables à ceux des Composées.

La similitude des mécanismes de pollinisation des deux familles, la présence, chez les Campanulacées, de fleurs groupées en inflorescences imitant celles des Composées (*Phyteuma*, *Jasione*), la cohésion des anthères, caractère constant des Composées, rencontré chez le *Jasione* et surtout chez le *Symphandra*, sont parmi les caractères les plus importants qui portèrent KIRCHNER à faire dériver les Composées des Campanulacées.

SMALL (129) défend l'opinion de KIRCHNER ; il reprend ses idées, confirme ses vues et augmente par de nouveaux rapprochements les raisons qui permettent de lier les deux familles. Après avoir fait une étude très complète des différentes tribus des Composées, tant des points de vue morphologique, géographique, que paléontologique, sa confiance en la véracité de sa théorie est telle qu'il n'hésite pas à décrire en détail ce qu'il appelle "l'histoire des Composées dans le temps et dans l'espace". SMALL nous transporte alors dans les Andes, à l'Eocène, pour assister à l'apparition des Composées herbacées à partir d'espèces arborescentes semblables aux *Senecio* arborescents ; celles-ci dériveraient de Lobéliacées arborescentes du type des *Centropogon* qui auraient existé au Crétacé, toutes les familles actuelles ayant été représentées à cette époque par des formes arborescentes.

Dans sa très importante étude sur l'évolution florale chez les Sympétales, WERNHAM (197) soutient l'origine polyphylétique des

Gamopétales, montrant que leur filiation ne peut pas être tracée à partir d'un ancêtre commun gamopétale ; celles-ci proviendraient de sept lignées dialypétales. L'une d'elles, "le Calicifloral plexus" aurait donné naissance aux familles qui nous intéressent. Pour résumer rapidement la thèse de WERNHAM, on peut dire qu'il considère deux séries divergentes à partir du "Calicifloral plexus" : la première, qui donne naissance au "Campanal stock" d'où proviendraient les Campanulacées, Goodeniacées, Stylidiacées et Composées, est caractérisé par le mécanisme de "pollen-présentation". La seconde, ou "Rubialan stock", se distingue par la tendance qu'ont les fleurs groupées en cymes à s'agglomérer pour donner naissance à des inflorescences ombelliformes. Cette série comprend les familles des Rubiacées, des Caprifoliacées, des Valérianiacées et des Dipsacacées. A l'appui de cette théorie WERNHAM ajoute que les deux séries sont fondamentalement différentes par l'origine de leurs inflorescences. Le groupe des Campanales se caractérise par des inflorescences racémeuses, tandis que les fleurs des Rubiales se groupent en cymes simulant souvent des ombelles par leur agglomération.

A l'occasion de ses travaux sur les affinités des Composées, PHILIPSON (111) cherche à défendre la théorie de WERNHAM à propos de l'origine de l'inflorescence des Gamopétales inférovariées. Malgré de nombreuses exceptions chez les Campanulacées où l'on retrouve des organisations florales en cyme, PHILIPSON confirme les vues de WERNHAM : les fleurs des Campanulacées, Goodeniacées, Stylidiacées s'organisent en racème, celles des Rubiacées, Valérianiacées, Dipsacacées sont disposées en cyme. Cependant, ajoute-t-il, s'il semble certain que le capitule des Dipsacacées provient de l'agglomération d'inflorescences de type cymeux, l'origine du capitule des Composées est loin d'être connue avec autant de clarté. Il cherche alors à trouver des différences entre les capitules des deux familles. C'est à l'aide de travaux sur l'ontogénèse florale qu'il entreprend cette étude. Les premiers résultats semblent décevants. "Les photographies du développement de la fleur et de la bractée florale chez le *Dipsacus* et le *Dahlia* montrent l'identité absolue des deux développements même dans les détails". De minutieux examens lui font découvrir enfin des différences séparant les deux types de capitule et lui permettent de confirmer la théorie de WERNHAM.

D'après HALLIER (63), les Composées proviendraient des Campanulacées et n'auraient aucune origine commune avec les Rubiales.

WARMING-MOBIUS (*vs.* GUNDERSEN (61)) et plus tard RENDLE (119) reprennent les idées d'ENGLER (54). Si les arguments énoncés par NENUKOW (107) à propos de son étude sur les relations existant entre les Campanulacées et les Composées semblent probants, il n'en est pas de même lorsqu'il veut démontrer les affinités étroites des Papavéracées avec ces deux premières familles.

PULLE (116), dans sa classification des Spermaphytes, maintient les ordres préconisés par ENGLER, mais les classe différemment. Il adopte cependant la théorie de la filiation Campanulacées-Composées. En 1951, dans son livre "Taxonomy of vascular plants", LAWRENCE (85) place les Composées dans les Campanulatae et ajoute qu'il pense que les Rubiales ont une histoire phylogénétique très différente de celle des Composées et que les soi-disant affinités sont dues à des phénomènes de convergence.

EMBERGER (53) groupe dans l'ordre des Synanthérées les Campanulacées, les Lobéliacées, les Composées, les Brunoniacées et les Goodéniacées ; les Campanulacées seraient les moins évoluées, contrairement aux Composées dont l'évolution serait particulièrement poussée. Il écarte les Valérianacées et les Dipsacacées des familles affines des Composées et les place dans les Rubiales, considérant que les traits communs embryologiques existant entre les Dipsacacées-Valérianacées et les Composées sont d'un faible poids à côté de l'ensemble des caractères que les deux premières possèdent en commun avec les Rubiales.

BENSON (9) sépare les Composées des autres familles pour en faire l'ordre des Astérales, mais il semble vouloir chercher les ancêtres de celles-ci parmi les Campanales plutôt que chez les Rubiales où se trouvent les Valérianacées et les Dipsacées. MEZ (106), dont le système repose sur l'utilisation des réactions sérodiagnostiques, confirme l'existence de relations étroites entre les Campanulacées et les Composées.

ENDLICHER (55) compte au nombre des premiers botanistes pour défendre la thèse selon laquelle les Composées dérivent des Valérianacées et des Dipsacacées. Les Gamopétales inférovariées sont rangées par ENDLICHER en trois ordres : celui des Aggregatae se compose des Valérianacées, des Dipsacacées, des Composées et des Calycéracées. Les Campanulinae groupent les Brunoniacées, Goodéniacées, Lobéliacées, Campanulacées et Stylidiacées ; le troisième ordre renferme les Rubiacées et les Caprifoliacées.

LINDLEY (92), tout en reconnaissant les liens qui unissent les Campanulacées aux Composées, défend les très étroites relations des Dipsacacées et des Calycéracées avec les Composées.

A. P. de CANDOLLE (18) rapproche les Rubiacées, Valérianacées, Dipsacacées, Calycéracées et Composées qu'il sépare du groupe des Stylidiacées, Lobéliacées, Campanulacées et Goodéniacées.

BENTHAM et HOOKER (11), dans leur "Genera Plantarum", défendent une classification semblable à celle d'ENDLICHER. Ils groupent les Composées, les Valérianacées, les Dipsacacées et les Calycéracées dans l'alliance des Astérales ; les Campanulacées, Goodéniacées et Stylidiacées forment les Campanales ; les Rubiales ne comprennent que les Rubiacées et les Caprifoliacées.

Après la publication du "Genera Plantarum", BENTHAM (10) reprend l'étude des affinités des Composées et expose un travail de DELPINO ; celui-ci, se fondant sur l'évolution de l'anémophilie chez l'*Absinthium*, en déduisait que les Composées tiraient leur origine des Campanulacées par l'intermédiaire des Lobéliacées ; BENTHAM, par contre, se "considère incapable" de trouver aucune raison permettant de supposer que les Lobéliacées sont les parents des Composées ; il pense qu'un fossé profond sépare les deux familles. "Si celles-ci ont possédé des ancêtres communs, ils sont très lointains, dit-il, et les intermédiaires ont depuis longtemps disparu".

BESSEY (13) (14) fait dériver les Astérales (comprenant les seules Composées) et les Campanales (Campanulacées Goodéniacées Calycéracées) de l'ordre des Rubiales qui groupe les Rubiacées, les Caprifoliacées, les Valérienacées et les Dipsacacées. Dans son livre, paru en 1950, "Families of Dicotyledons", GUNDERSEN (61) éloigne les Campanales (Campanulacées, Goodéniacées, Stylidiacées) des autres Gamopétales inférovariées ; il en fait le dernier ordre des Jasminiflorae. Dans le groupe suivant des Rubiaeflorae, il considère trois ordres des Ombellales, des Rubiales (Rubiacées, Valérienacées, Dipsacacées) et des Astérales comprenant les Calycéracées et les Composées. Se référant aux caractères embryologiques de ces familles, GUNDERSEN pense qu'un rapprochement est possible entre les Dipsacacées et les Calycéracées, mais écarte tous liens pouvant exister entre les Dipsacacées et les Composées.

On voit de la sorte que les Composées possèdent, en réalité, des affinités avec tous les groupes végétaux qui, selon les théories systématiques classiques, sont considérés comme voisins. Dans ces conditions, la conception objective d'une filiation à partir d'un groupe unique devient évidemment très difficile. Ainsi a pu prendre naissance une théorie polyphylétique qui permet d'expliquer facilement les affinités multiples des Synanthérées.

J. HUTCHINSON (67), dans son traité "The families of flowering plants", institue un ordre des Astérales comportant les Composées, les Dipsacacées et quelques familles peu importantes. Les premières furent considérées comme un groupe polyphylétique dérivant à la fois des Ombellifères, des Rubiales et des Campanales.

Dix ans plus tard (68) il croit retrouver l'origine des Astérales (Composées), des Valérienales (Valérienacées, Dipsacacées et Calycéracées) et des Goodéniales (Goodéniacées, Brunoniacées, Stylidiacées) chez les Campanales.

Cependant, il semble que ce schéma phylétique ne soit qu'une hypothèse peu solide dans l'esprit d'HUTCHINSON : il écrit, en effet, à propos des Astérales qu'elles sont "totalement séparées des autres familles existantes, mais qu'il est peut-être possible de les faire dériver en grande partie du "Campanulaceous Stock".

On peut donc penser qu'HUTCHINSON a longtemps hésité à définir la place qu'il importe d'assigner aux Composées, et qu'il n'est pas arrivé à un résultat qui le satisfasse pleinement.

Cette incertitude se retrouve chez les systématiciens modernes ; ceux-ci, se heurtant aux mêmes difficultés qu'HUTCHINSON, se rallient à la seule théorie permettant de résoudre tous les problèmes : le polyphylétisme. C'est ainsi que BURTT-DAVY (17), EMBERGER (53) et TAKHTAJAN (174) (175) adoptent plus ou moins l'opinion d'HUTCHINSON.

B. - LES DONNEES ANATOMIQUES

METCALFE (104) fondait de grands espoirs sur l'application de l'anatomie des organes végétatifs à l'étude des affinités des grands groupes phylogénétiques. Mais, ni les très nombreux travaux de la fin du siècle dernier, ni les recherches récentes ne semblent avoir réussi, malgré l'aide importante qu'ils apportent dans certains cas, à résoudre les difficultés que présente la phylogénie.

L'examen des faisceaux conducteurs de la tige amena VUILLEMIN (192) (193) à considérer les Valérianiacées, les Dipsacacées et les Caprifoliacées comme les ancêtres des Composées.

L'existence de faisceaux libériens pérимédullaires, sur l'origine desquels hésitent toujours les anatomistes, ne suffisait pas à SOLEREDER (131) pour rapprocher les Campanulacées des Composées. La présence inexplicable de ce caractère dans d'autres familles comme les Araliacées lui enlevait, à ses yeux, beaucoup de valeur. Pour trouver un rapport entre les deux familles il se fonde uniquement sur la présence d'inuline et de laticifères. De la même façon, PHILIPSON (111) refuse d'attribuer une importance quelconque à la présence d'inuline chez les Composées et les Campanulacées du fait que ce caractère se rencontre dans d'autres familles parmi les Dicotylédones.

VAN TIEGHEM (185) confirme les affinités des Dipsacacées et des Tubuliflores en comparant les longues cellules sécrétrices de certaines Dipsacacées aux canaux sécréteurs des secondes.

GRELOT (58), dont les opinions furent souvent combattues, considérait que le système vasculaire des fleurs était de faible valeur taxinomique.

KOCH (81) a étudié l'anatomie de la corolle des Composées. Après avoir indiqué quelques ressemblances entre les Composées et les Rubiacées, l'auteur termine son étude en affirmant que les caractères communs sont ceux que l'on retrouve chez toutes les Gamopétales.

Les importants travaux de SINNOT (127) sur l'anatomie de la tige à la hauteur du noeud présentent, semble-t-il, un assez grand intérêt phylogénétique.

La feuille emprunte à la tige un certain nombre de faisceaux libéroligneux ; ce nombre est constant dans chaque famille et SINNOT établit l'existence de trois types : monolacunaire, trilacunaire et multilacunaire ; ceux-ci sont définis par les vides qu'occasionnent dans la stèle le départ des traces foliaires vers la feuille. Pour différentes raisons, qu'il expose en détail, le type trilacunaire serait le plus ancien, les deux autres ayant évolué par réduction ou par multiplication à partir du premier. SINNOT montre que, parmi les Gamopétales, le type unilacunaire prédomine largement. Cependant, seules les Caprifoliacées, les Valérianacées et les Dipsacacées possèdent, avec les Cucurbitacées, les Composées et les Goodéniacées, un type trilacunaire. Utilisant les résultats de ses travaux à des fins systématiques, l'auteur ajoute, à propos des affinités des Composées : "Dans cet ordre (Campanales) les Campanulacées sont entièrement unilacunaires ; les Goodéniacées et les Composées cependant sont trilacunaires. La théorie généralement soutenue dans les classifications d'ENGLER et de HALLIER, défendant l'origine des Composées à partir des Campanulacées ou des familles proches, ne reçoit aucun soutien de l'anatomie nodale ; en effet, si notre hypothèse générale sur l'origine des différents types de structure nodale chez les Angiospermes est correcte, il n'est pas possible d'envisager l'évolution du type trilacunaire des Composées à partir du type unilacunaire (et par conséquent réduit) qui caractérise les Campanulacées. Nous verrions plus naturellement comme ancêtres des Composées les Goodéniacées, Dipsacacées ou Caprifoliacées qui sont du type trilacunaire". Tout récemment TAKHTAJAN (175) a repris et défendu l'opinion de SINNOT à propos des lacunes nodales.

°
° °

Les caractères tirés de l'étude du développement des cellules sexuelles ont été souvent utilisés dans un but phylogénétique.

Si les travaux de PODUBNAJA-ARNOLDI (115) sur le développement du gamétophyte mâle ont montré que les relations existant entre les Gamopétales inférovariées sont très étroites, elles n'apportent pas de données précises sur les affinités propres des Composées.

SMALL, se référant aux travaux de BALICKA-IWANOWSKA (6) et de COULTER et CHAMBERLAIN (29), essaie de trouver dans les données embryologiques des arguments permettant d'appuyer sa

théorie sur la filiation des Composées ; il pense retrouver chez les Campanulacées-Lobéliacées les ancêtres des Synanthérées ; aussi note-t-il l'existence d'un haustorium antipodial dans les genres *Campanula* et *Lobelia* ainsi que la présence d'un haustorium micro-pylaire ou chalazien chez de nombreuses Composées. Cependant, les mêmes recherches embryologiques de BALICKA-IWANOWSKA et de COULTER et CHAMBERLAIN ont montré l'existence d'un haustorium identique à celui du *Campanula*, aussi bien chez les Rubiacées que chez les Dipsacacées ; nous verrons d'ailleurs plus loin que la différence d'origine des formations haustoriales des Campanulacées et des Composées est suffisante pour rejeter l'argument de SMALL. ROSEN (122), s'appuyant également sur des données embryologiques, pense que les Goodéniacées, les Stylidiacées et les Composées proviennent de formes comparables à celles des Campanulacées actuelles ; les mêmes caractères embryologiques l'amènent à trouver l'origine des Campanales chez les Tubiflores par l'intermédiaire des Scrofulariacées à caractères archaïques. SUBRAMANYAM (172) reprend et confirme la théorie de ROSEN.

Mais de nombreux botanistes ont défendu des opinions différentes. K. SCHNARF (125) décrit de nombreux caractères embryologiques qui séparent nettement les Campanales des Synanthérées. Après avoir cité l'existence au niveau des anthères d'un tapis amiboïde ou périplasmodium, que l'on trouve chez les seules Composées, la présence, chez ces dernières, de grains de pollen trinoclés alors qu'ils sont binoclés chez les Campanulacées et les Goodéniacées, il conclut ainsi : "l'albumen des Composées ne produit jamais d'haustorium ; mais, par contre, il n'est pas rare d'assister chez ces plantes au développement d'un appareil antipodial puissant".

Dans une importante étude sur l'"intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes" P. CRETE (34) infirme l'opinion de ROSEN et pense qu'il est impossible de faire dériver les Composées des Campanulacées ; il considère que les ressemblances que présentent entre elles les Scrofulariacées et les Campanulacées sont fortuites.

C'est à cette opinion que se rallie J. VERNIN (190). "Toutes les familles que l'on groupe dans les Campanales ont des albumens cellulaires, dit-il, et, en dépit de l'opinion de ROSEN et de SUBRAMANYAM, il n'existe apparemment aucun cas de transition entre les albumens à formations haustoriales des Campanulacées et ceux des Composées ; même chez les Goodéniacées où de tels haustoriums sont inexistants, le cloisonnement de l'albumen s'effectue selon des règles précises qui font absolument défaut chez les Composées".

En ce qui concerne plus particulièrement le développement du jeune sporophyte, les Gamopétales inférovariées ont donné lieu à de nombreux travaux. Nous résumerons rapidement les résultats obtenus.

Le type embryonomique des Campanulacées reproduit fidèlement, à la seconde période, le type *Senecio* (32 - 39 - 141 - 145 - 77 - 79 - 170). C'est au même mégarchétype qu'il faut rapporter le développement des Lobéliacées examinées jusqu'ici (30 - 39 - 78). Les Rubiacées répondent à un mode de développement complètement différent comparable à celui du type *Nicotiana* (38 - 96 - 97 - 140 - 159).

L'embryogenèse des différentes Caprifoliacées étudiées jusqu'à ce jour semble d'interprétation beaucoup plus délicate ; elle présente une très grande irrégularité ; cependant, il convient, d'après P. CRETE (36), de rapprocher le type embryonomique des *Symphoricarpos* (156) et du *Leycesteria* de celui du *Polemonium* ; certaines formes de développement du *Leycesteria* montrent par ailleurs de nombreuses ressemblances avec celles que l'on rencontre dans le type *Solanum*.

Chez le *Lonicera biflora* Desf. (155), l'irrégularité devient telle qu'il est impossible d'identifier ce mode de développement à aucun autre type connu. Cependant l'étude du développement embryogénique du *Sambucus nigra* L. permet à R. SOUEGES (161) de confirmer les liens étroits qui unissent les Caprifoliacées aux Polémoniacées et aux Solanacées.

L'examen de l'embryogenèse du *Valerianella olitoria* Pollich. (139) et de deux espèces de *Centranthus* (149) montre l'existence chez les Valérianacées d'un type embryonomique semblable à celui du *Senecio*.

Nous possédons actuellement d'assez nombreux renseignements sur l'embryogénie des Dipsacacées (143 - 160 - 163 - 164 - 165). Il faut noter chez tous les représentants de cette famille la présence d'un cloisonnement oblique, quasi vertical du zygote. Cette particularité - presque unique chez les Angiospermes - entraîne la formation d'un type de développement à caractère nettement archaïque ; de plus, l'interprétation des destinées des différents étages devient, dans ces conditions, particulièrement délicate.

JOHANSEN (70) rapporte à un même type "Piperad" tous les développements où se rencontre une première division verticale ou proche de la verticale de la cellule-oeuf. Les Dipsacacées y prennent évidemment place. A la suite de ses nombreux travaux sur l'embryogenèse des Dipsacacées, R. SOUEGES, sans nier l'intérêt de ce groupe, pense cependant pouvoir rattacher le mode de développement des Dipsacacées à celui du *Senecio*.

D'après JOHANSEN, le *Dampiera stricta* R. Br. de la famille des Goodéniacées serait à classer dans le type "Solanad".

Deux espèces de la famille des Stylidiacées ont donné lieu à des recherches embryogéniques : le *Stylidium graminifolium* Sw. (173) et le *Levenhookia dubia* Sond. (171). L'examen des nombreuses figures publiées par K. SUBRAMANYAM montre que l'embryogenèse de ces deux espèces se rattache au quatrième mégarchétype de la seconde période.

C. - APPLICATION DU CRITERE EMBRYOGENIQUE A LA PHYLOGENIE DES COMPOSEES.

Les opinions contradictoires des systématiciens ont été assez longuement examinées dans le chapitre précédent pour montrer les difficultés qui s'attachent à l'étude de la phylogénie des Gamopétales inférovariées. Si les données classiques n'ont pas donné jusqu'ici d'explication valable sur les origines et la filiation de ces familles, nous sommes persuadé que les résultats embryogéniques permettront d'établir une classification dont la valeur phylogénétique est d'autant plus grande que les critères utilisés proviennent des régions les mieux protégées de la fleur. Ils ont ainsi conservé leurs caractères ancestraux et doivent, de ce fait, être capables de nous renseigner sur les rapports profonds qui existent entre les familles.

Précisons avant tout l'importance qu'il convient d'accorder, du point de vue strictement phylogénétique, à certains groupements systématiques. Ainsi la série des Gamopétales ne présente-t-elle, de l'avis de la majorité des taxinomistes, aucune valeur en ce qui concerne la phylogénie des espèces. Si EMBERGER (53) pense que certaines Gamopétales dérivent de types ancestraux dialypétales ou apétales qui ont évolué vers la Gamopétalie, il n'exclut pas pour autant que quelques Gamopétales aient pu naître directement des souches à partir desquelles se sont différenciées les Angiospermes, représentant ainsi des phylums parallèles à ceux des Dialypétales ou des Apétales. L'existence de très anciennes Gamopétales s'expliquerait ainsi. "Quoi qu'il en soit, conclut EMBERGER, les Gamopétales ne représentent pas une unité naturelle ; elles sont polyphylétiques et doivent être dissociées, chaque groupe devant être rattaché à son ascendance propre".

De la même façon, peut-on considérer comme une "unité naturelle" le groupe des Gamopétales caractérisées par leur épigynie, et faire de celles-ci une série monophylétique ? Il semble que la présence de ce seul caractère ne suffise pas à prouver l'unité phylogénétique d'un groupe ; l'épigynie est depuis longtemps considérée comme un critère d'évolution indiscutable, mais il ne prend toute sa valeur que s'il est utilisé à l'intérieur d'un phylum déterminé. Les

Gamopétales représentant un groupement formé de nombreuses lignées phylétiques distinctes; il n'est pas possible d'envisager la création d'une série monophylétique, quelconque dans cette sous-classe en tenant compte du seul critère de l'épigynie.

D'autre part, EMBERGER, relatant des observations faites sur le genre *Epilobium*, montre qu'une fleur normalement inférovariée peut occasionnellement devenir supérovariée. "Si ce caractère était fixé par une mutation, ajoute-t-il, il donnerait naissance à une lignée supérovariée à partir d'un type inférovarié. Ainsi s'expliquerait la présence dans une même famille de types fossiles inférovariés, alors que les représentants actuels sont semi-infères ou supères".

Sans vouloir nier l'intérêt didactique de cette série, il est hors de doute que les Gamopétales inférovariées peuvent être considérées comme un groupement polyphylétique dont les familles pourraient ne posséder aucune parenté réelle malgré certains caractères dont la présence peut être due à des phénomènes de convergence.

S'il semble généralement admis que les grands groupes - comme les Gamopétales - ont une origine polyphylétique, il paraît plus difficile d'admettre la possibilité d'une semblable origine pour des unités systématiques plus restreintes.

Pour expliquer cette filiation à partir de phylums distincts, il faut envisager des phénomènes de convergence de grande importance; ceux-ci, très plausibles quand ils s'appliquent à un ou deux caractères communs, deviennent d'autant plus douteux que la convergence se manifeste à la fois sur de nombreux caractères. Telle est sans doute l'opinion de PHILIPSON (112) quand il dit que "la convergence est ordinairement superficielle et que dans la plupart des cas la comparaison d'un grand nombre de caractères permet de la déceler".

L'incomparable unité de la famille des Composées semble prouver, dans ces conditions, son origine monophylétique. Cependant, quelques auteurs modernes ont voulu imaginer que celle-ci représente l'aboutissement actuel de l'évolution de plusieurs groupes initialement fort distincts. Nous avons exposé précédemment l'opinion de HUTCHINSON qui pense que l'origine des Composées doit se retrouver à la fois chez les Ombellifères, chez les Rubiales et chez les Campanales; mais nous avons montré en même temps ses nombreuses hésitations quant à la filiation des Composées; et nous ne pouvons pas omettre de mentionner la surprise mêlée d'inquiétude de certains taxinomistes à l'égard de cette thèse (TURRIL (181)).

Aussi, sommes-nous enclin à penser que cette théorie, qu'aucun fait précis ne vient étayer, est purement hypothétique et que son origine tient sans doute beaucoup à l'impossibilité de relier les Synanthérées à aucune famille voisine.

1 - La parenté des Composées et des Gamopétales inférovariées

Si l'on doit se fonder sur le critère embryogénique pour établir une phylogénie des Gamopétales inférovariées, il faut distinguer trois phylums distincts.

Le premier correspond à l'ordre des Rubiales et comprend les Rubiacées et les Caprifoliacées ; quelles que soient les raisons qui ont poussé les taxinomistes à rapprocher les Valérianacées et les Dipsacacées des Rubiacées, les caractères embryogéniques maintenant bien établis de ces familles interdisent, comme l'a montré P. CRETE, une telle conception ; on doit plutôt faire dériver les Dipsacacées et les Valérianacées d'un phylum qui aurait donné naissance à la famille des Composées. A l'issue de ses travaux embryologiques, DOLL (51) était parvenu à une conclusion semblable. Il considérerait que les Dipsacacées et les Composées formaient deux branches parallèles d'origine commune.

Les Campanales qui groupent les Campanulacées et les Lobéliacées reproduisent un type embryogénique semblable à celui du *Senecio* à la seconde période du système. L'interprétation de la valeur phylogénique des diverses périodes demeure encore très délicate ; mais il semble très probable que des types embryonomiques de période différente, mais répondant à un même mégarchétype peuvent appartenir à la même série phylétique (162) ; on considère, en outre, que le type le plus évolué correspond à la période la plus élevée.

Le type du *Campanula* appartient à la seconde période ; ceci infirme la théorie faisant dériver les Composées des Campanulacées-Lobéliacées, mais n'implique pas davantage la filiation inverse. D'une souche commune, dont les représentants possédaient peut-être déjà des anthères soudées, se sont séparées les deux séries divergentes des Composées et des Campanales ; les forces de l'évolution ont dû agir sur celles-ci d'une façon plus marquée que sur celles-là et les traces de cette action se manifestent particulièrement dans le type embryonomique.

Les travaux de SINNOT (127), au sujet de la structure nodale, l'ont amené à des conclusions semblables. Le type plus évolué des Campanulacées par rapport à celui des Composées interdit, à son avis, de voir chez les Campanulacées l'origine des Composées ; il faudrait plutôt la chercher chez les Valérianacées et les Dipsacacées dont le degré d'évolution serait semblable à celui des Composées.

L'embryogénie confirme entièrement l'opinion de SINNOT. C'est bien aux Composées qu'il faut réunir la famille des Valérianacées dont l'embryogenèse est parfaitement identique à celle du *Senecio*, et aussi celle des Dipsacacées dont les embryons, malgré de profondes

différences, peuvent être, d'après R. SOUEGES, rattachés au type du '*Senecio vulgaris*', quoi qu'il en soit, ces dernières, par le mode archaïque de cloisonnement de l'oosphère, doivent être considérées comme les vestiges des premiers représentants de la lignée.

Il ne nous est malheureusement pas possible d'envisager l'étude des autres familles groupées habituellement dans la sous-série des Gamopétales inférovariées. Nous ne possédons, en effet, sur les Calycéracées, les Brunoniacées et les Goodéniacées aucun renseignement embryogénique suffisant, et l'appartenance des deux seules Styliadiacées connues à un type semblable à celui du '*Solanum*' pose des problèmes que seules de nombreuses et nouvelles recherches pourront élucider.

Trois phylums distincts sont ainsi caractérisés dans les Gamopétales inférovariées : le premier, celui des Rubiales, absolument indépendant, formé des Rubiacées et des Caprifoliacées, le deuxième, celui des Campanales, comprenant les Campanulacées et les Lobéliacées et présentant sans doute une origine commune avec le troisième, celui des Composées, auquel se rattachent les Valérianacées et les Dipsacacées.

Il est intéressant de noter, avec P. CRETE (41), que BENTHAM et HOOKER (11), par des voies entièrement différentes, aboutirent aux mêmes résultats. Les trois lignées que nous venons d'exposer correspondent exactement aux trois ordres décrits par les savants anglais et, si BENTHAM s'oppose à l'idée de rapprocher les Campanulacées des Composées, nous avons vu précédemment qu'il ne nie pas la possibilité d'ancêtres communs aux deux familles.

De plus, l'unité de l'alliance des Astérales (Composées, Valérianacées, Dipsacacées) est encore renforcée par de nombreux critères embryologiques ; c'est ainsi que J. VERNIN (190) montre que les variations dans le développement de l'albumen sont les mêmes chez les Valérianacées, les Dipsacacées et les Composées : il donne, d'autre part, une signification semblable au tapis amiboïde des anthères des Dipsacacées et au périplasmodium des Valérianacées, et constate que l'assise interne du tégument ovulaire joue le même rôle d'assise épithéliale digestive chez les Dipsacacées et chez les Composées.

De toutes ces données, il ressort que deux grandes séries phylétiques tendent à se dégager des Gamopétales inférovariées : les Rubiales d'une part, et les Astérales-Campanales, d'autre part.

2 - La place des Composées dans l'évolution des Angiospermes

Il est depuis longtemps classique d'assigner à la famille des Composées une place privilégiée au sommet de la classification. Sur quels critères se fonde cette opinion et que faut-il penser de leur valeur ? Telles vont être les questions que nous aborderons rapidement.

Parmi les caractères les plus importants qui ont été utilisés pour défendre cette théorie, il faut citer :

- la présence d'un ovaire infère jointe à une certaine zygomorphie de la plupart des fleurs ;
- l'existence d'un mode de pollinisation très spécial et particulièrement efficace ainsi que la très large distribution des multiples espèces de cette famille dont on rencontre les représentants dans le monde entier.

Nous avons précédemment étudié la valeur phylogénétique de l'ovaire infère au sujet de l'origine des Gamopétales. C'est à WERNHAM (197) que nous devons une étude particulièrement claire de la question. Il considère à propos de l'épigynie deux possibilités qui donnent lieu à deux interprétations différentes. Dans la première, il envisage seulement l'existence de quelques cas d'épigynie dans une famille : les espèces inférovariées dérivent dans ces conditions des espèces hypogynes ancestrales. Dans la seconde, toutes les espèces d'une même famille possèdent un ovaire infère et cela peut être regardé comme une tendance initiale qui n'implique pas une évolution plus marquée. L'épigynie des Composées - où l'ovaire infère est la règle - ne serait donc pas de nature à décider de la plus ou moins grande évolution de cette famille. On a d'ailleurs pu défendre à ce sujet que la présence de ce caractère serait uniquement due à l'agglomération des fleurs en capitules (175) ; l'épigynie résulterait de la déformation purement mécanique qu'impliquerait la position des fleurs, étroitement serrées entre elles dans le capitule.

Le même raisonnement, sans doute plus valable dans ce cas, est défendu par WERNHAM à propos de la zygomorphie florale ; celle-ci pourrait avoir deux origines ; parfois elle proviendrait de l'étroite condensation des fleurs en capitules ; ailleurs, elle ferait partie des caractères intrinsèques de l'individu. Chez les Composées la première origine ne fait évidemment pas de doute. On voit ainsi combien ces deux premiers critères sont d'une valeur incertaine quant à leur application à la phylogénie des Composées.

Le mode de pollinisation que nous avons exposé se révèle être un mécanisme d'une simplicité et d'une efficacité parfaite. Il est considéré comme une remarquable adaptation des organes sexuels à la pollinisation entomophile.

Mais le mécanisme de pollinisation des Composées est beaucoup moins étroitement spécialisé que celui de nombreuses autres familles chez lesquelles d'ailleurs cette spécialisation n'est souvent qu'apparente, comme l'a montré P. JAEGER (69).

En outre, de nombreux taxinomistes (ROBERTSON (121), ARBER (2) SCOTT (126)) ont soutenu la théorie imaginée par MULLER et SAPORTA à propos de laquelle Charles DARWIN écrivait à ce dernier en 1876 : "L'idée que vous défendez, selon laquelle les Dicotylédones ne se seraient pas prodigieusement développées sans la multiplication des insectes suceurs, me semble splendide".

Plus récemment, TAKHTAJAN (174) (175) reprend cette thèse et affirme que le passage de l'entomophilie à l'anémophilie est très récent. Si dans une même famille, ajoute-il, on trouve les deux types de pollinisation dans des espèces ou des tribus différentes, on peut affirmer que les anémophiles sont les plus nouvelles ; il cite à ce propos la tribu des Ambrosiées. Ce sont, en effet, les seules espèces anémophiles avec les *Artemisia* parmi les Composées.

Pour TAKHTAJAN la sympétalie et les types variés de zygomorphie de la corolle vont de pair avec l'adaptation à l'entomophilie, de même que l'apparition de l'ovaire infère, qu'il considère comme une réaction de défense des espèces contre les insectes et les oiseaux.

Que penser alors de la valeur de ces critères de phylogénie s'ils sont liés à l'entomophilie dont on sait l'origine archaïque ? Quoi qu'il en soit, la pollinisation entomophile des Composées tendrait plutôt à prouver l'origine ancestrale de cette famille.

La remarquable faculté d'adaptation des Composées ne s'expliqua longtemps que par leur très haut degré d'évolution et conférait à cette famille une suprématie indiscutable parmi les Dicotylédones.

A cette interprétation, il convient d'opposer la théorie maintenant classique de WILLIS (201). Généralement connue sous le nom de loi de l'"Age and Area", elle peut être brièvement énoncée ainsi : L'aire de dispersion d'une espèce donnée dans une région donnée où n'existe aucune "barrière importante" dépend en général de l'âge de cette espèce dans cette région ; plus cette espèce vit longtemps, plus son aire de dispersion s'étendra. Pour J. C. WILLIS, la famille des Composées est une des plus anciennes, d'une part à cause du très grand nombre de ses représentants et d'autre part en raison de leur présence dans toutes les parties du globe.

Dans une étude critique de cette théorie SINNOT (128) soulève deux objections principales : - il regrette que la démonstration en ait été faite à l'aide de la seule flore de Nouvelle-Zélande. - Il constate, en outre, que les grands espaces où ne se rencontrent pas de "barrières importantes" sont rares ; ceci ne manque pas de troubler les règles de la théorie en provoquant de grandes différences dans la rapidité d'extension de l'aire de certaines espèces. Malgré ces critiques et bien qu'il pense que la loi de l' "Age and Area" soit impuissante à donner seule la clef du problème de l'évolution, SINNOT termine son étude en affirmant qu'il y a beaucoup de vérité dans l'hypothèse de WILLIS.

Aucun des critères invoqués à l'appui de la théorie plaçant les Composées au sommet de la hiérarchie des Angiospermes ne semble donc démonstratif : la plupart paraissent même s'y opposer et nous portent naturellement à considérer les Composées comme une très ancienne famille.

Les données embryogéniques nous conduisaient d'ailleurs à cette conclusion ; le type *Senecio* représente en effet un des types embryonomiques les plus archaïques. Mais l'existence de multiples arguments renforce le bien-fondé de cette théorie, que, pour des raisons fort différentes, de nombreux auteurs ont déjà été amenés à défendre.

Au début de ce siècle, GUPPY (62) a effectué d'importantes recherches géologiques et floristiques dans les îles du Pacifique. A l'occasion de ces travaux, il a démontré que l'existence des premières Composées arborescentes de cette région doit être antérieure à l'époque tertiaire.

BENTHAM (10) relate la découverte de fossiles végétaux identiques à certaines Composées actuelles (*Cichoriées*, *Cinaroïdées*) dans des dépôts du Miocène supérieur. Il pense que, à cette époque, les Composées possédaient déjà les caractères hautement différenciés que nous leur connaissons actuellement, ce qui prouve, ajoute-t-il, que ces plantes doivent être très anciennes.

Quelques années plus tard, SMALL, dans son "Histoire des Composées", affirme que les *Senecio* arborescents du Crétacé ont précédé les formes herbacées qui seraient ensuite apparues progressivement à partir de l'Eocène.

Ces renseignements paléontologiques, maintenant bien confirmés, devraient fournir les critères les plus déterminants de la phylogénie des Angiospermes. Il n'en est malheureusement rien en raison de deux obstacles auxquels se sont heurtés les taxinomistes. D'une part, le faible nombre des fossiles végétaux ne permet absolument pas de reconstituer, comme chez les Mammifères, de longues lignées évolutives. D'autre part, les données paléontologiques ont montré l'apparition brusque et simultanée de la plupart des espèces d'Angiospermes à la fin du Secondaire. Dans ces conditions, on com-

prend que la paléontologie ne puisse expliquer les processus évolutifs auxquels ont été soumises les Angiospermes. En ce qui nous concerne, il est important de noter que l'apparition des Composées s'est faite en même temps que celle des plus anciennes familles d'Angiospermes.

Nous avons précédemment exposé la théorie de SINNOT (127) à propos de la structure nodale ; d'après ses conclusions, les Composées appartiennent à un type trilacunaire primitif dont dérivent les autres types plurilacunaire et unilacunaire.

Dans son étude sur les "Dicotylédones apocarpiques", P. OZENDA (109) a longuement discuté le bien-fondé de l'utilisation de ce critère à des fins phylogénétiques. Au terme de cette étude, il aboutit à des conclusions légèrement différentes de celles de SINNOT ; il considère en effet que les types les plus primitifs correspondent à un nombre de faisceaux supérieurs à 5, que les types trilacunaires représentent un degré moyen d'évolution et que les plus évolués possèdent un noeud unilacunaire. Cependant, il envisage dans certains groupes la possibilité d'un processus de surévolution provoquant l'apparition d'une structure nodale complexe multilacunaire chez des espèces dont l'évolution de certains caractères ne semble pas douteuse. L'existence chez les Composées de rares types multilacunaires et d'une grande majorité d'espèces à noeuds trilacunaires tend à prouver que nous ne sommes pas en présence d'une famille particulièrement évoluée.

WORSDELL (204) (205) montre, à l'occasion de ses travaux sur la structure vasculaire des tiges et des feuilles des Composées, que ces dernières possèdent une structure atactostélique semblable à celles que présentent les Monocotylédones. Il en déduit qu'un ancêtre commun à structure identique aurait donné naissance aux deux phylums. Il conclut en affirmant que l' "importance de l'épaisseur radiale de l'anneau représenté par des faisceaux dispersés, la très grande diversité dans l'orientation de ces derniers, leur grande variation de taille et la présence nombreuse de faisceaux rudimentaires intercalés au milieu des autres sont des caractères qui doivent être considérés comme primitifs, car aucun d'eux ne peut être expliqué comme une adaptation à un très large capitule avec de très nombreuses fleurs".

Il est sans doute inutile d'exposer ici la "Durian Theory" de E. S. H. CORNER (25 - 26 - 27 - 28). Sachons seulement qu'il pense que les ancêtres des Angiospermes étaient des plantes "pachycaules" à port cycadoïdien. La théorie de WORSDELL qui fait dériver la structure secondaire des Dicotylédones d'un stade antérieur où les faisceaux doivent être nombreux et dispersés, concorde parfaitement avec l'évolution de la pachycaulie. Compte tenu de l'existence des *Senecio* arborescents qui possèdent les caractères les plus frappants de plantes pachycaules, des *Espeletia* des Andes et de quel-

ques *Vernonia*, CORNER prétend qu'il faut considérer que les Composées ont évolué comme des plantes pachycaules ; leur origine est par conséquent très ancienne.

Certains caractères morphologiques renforcent l'idée de l'ancienneté de cette famille. C'est ainsi que la présence dans les vaisseaux du bois de plaques de séparation à ponctuations scalariformes a souvent été décrites chez les Composées (105 - 130 - 131) et en particulier chez les *Senecio* arborescents (56).

Ce caractère a été, il est vrai, utilisé par GAUSSEN (56) pour démontrer l'existence de pseudocycles d'évolution chez les Composées. Il conviendrait alors de l'interpréter comme une marque de surévolution et non comme un vestige de l'archaïque structure des premières Composées. Cette très séduisante théorie de la surévolution semble, de l'avis de ses propres défenseurs, d'application délicate chez les Végétaux supérieurs ; les points de repère paléontologiques n'existent pratiquement pas et, dans ces conditions, il est très difficile d'apprécier le point de départ des pseudocycles évolutifs. L'existence de l' "hétérochronie" des caractères est une source de difficultés supplémentaires ; ceux-ci ne semblent pas varier avec la même rapidité au cours des processus évolutifs ; de plus, le nombre des cycles étant indéfini au cours de l'évolution, la complexité devient telle qu'il faudrait sans doute, dans l'état actuel de la science, abandonner tout espoir de retracer la phylogénie des espèces. C'est pourquoi nous considérerons, suivant la théorie classique, la présence des ponctuations scalariformes chez les *Senecio* arborescents comme un vestige de la structure des premières Composées.

Ainsi se confirme, par de nombreuses et diverses raisons, le point de vue embryogénique d'après lequel les Composées représentent une famille ancienne, peut-être même archaïque, dont la position à l'apogée des Dicotylédones est sans doute usurpée.

3 - Les affinités profondes des Composées : Les Urticales et les Malvales

A la lumière de cette thèse, on discerne chez les Composées des affinités nouvelles. Celles-ci furent quelquefois envisagées par certains botanistes, mais la situation privilégiée de cette famille au sommet de la classification les faisait paraître pour le moins inacceptables.

Le critère embryogénique auquel nous aurons initialement recours montre que, chez les Angiospermes, le type archaïque du *Senecio* se rencontre dans quelques groupes bien définis.

Chez les Gamopétales, exception faite des familles dont nous avons déjà parlé et en dehors des exemples aberrants de rares Labiées

(31 - 135 - 136), de nombreuses Borraginacées (33 - 35 - 42 - 146 - 150) et quelques Gentianacées (40 - 153) répondent à ce type. Parmi les Dialypétales, il se rencontre chez les Malvales (57 - 86 - 138 - 151 - 203), les Oxalidacées (148), les Balsaminacées (108 - 113 - 154 - 169) et les Polygalacées (152). Chez les Apétales on le retrouve aussi dans l'ordre des Urticales. De nombreuses espèces appartenant aux Urticacées (19 - 87 - 88 - 89 - 118 - 134 - 137) et aux Moracées (114 - 71 - 117) ont été examinées ; leur embryogenèse se plie toujours aux lois définies à propos du *Senecio*.

L'ordre des Urticales, tel que l'envisage la grande majorité des botanistes comprend les quatre familles des Ulmacées, des Urticacées, des Moracées et des Cannabinacées ; on y rattache parfois de petites familles aux affinités incertaines (Eucommiacées, Cératophyllacées, Platanacées). Leur appartenance à cet ordre demeurant très discutée, nous nous limiterons aux quatre familles énumérées ci-dessus.

Les éventuelles affinités de ce groupe, dont l'archaïsme a toujours été reconnu (177), avec les Composées ont sans doute été rarement envisagées (1). Ces dernières possèdent cependant avec les Urticales certains caractères communs dont la valeur phylogénétique est renforcée par l'existence de termes de transition.

L'unisexualité quasi générale des fleurs des Urticales se retrouve chez les Composées sur les capitules desquelles voisinent presque toujours des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées. La diclinie des fleurs des Urticales provient sans doute de la réduction d'une ancienne fleur hermaphrodite comme tendent à le prouver les vestiges du sexe opposé dans les fleurs actuelles et les fleurs hermaphrodites des Ulmacées. On imagine facilement chez les Composées un processus analogue.

La tendance à l'agglomération des fleurs doit être considérée, semble-t-il, comme un des caractères fondamentaux de l'ordre des Urticales. Celles-ci forment des glomérules (*Urtica*, *Boehmeria*, *Ulmus*), ou simulent des capitules dans lesquels les bractées des fleurs externes jouent le rôle d'involucre ; ces inflorescences renferment des fleurs de même sexe (*Procris*) ou comportent des fleurs mâles externes entourant les fleurs femelles centrales (*Parietaria*, *Forskohlea*). Le nombre des fleurs composant ces inflorescences peut être très élevé mais celles-ci sont parfois pauciflores ; on trouve cinq fleurs chez la Pariétaire, trois fleurs chez le *Gesnouinia* ; chez certaines Pariétaires qui ont donné le genre *Helxine* l'involucre axillaire ne comporte plus qu'une seule fleur mâle ou femelle.

(1) P. CRETE dans une note relative au *Xanthium Strumarium* (37) perçoit la possibilité d'une origine commune.

L'inflorescence des *Elatostema* avec son réceptacle muni d'un involucre peut être considérée comme un véritable capitule. Il en est de même chez les *Dorstenia* où les fleurs mâles et femelles s'insèrent sur un réceptacle étalé. Les fleurs femelles des '*Broussonetia* sont elles aussi groupées en capitules. Chez les *Artocarpées* la taille des réceptacles augmente ; globuleux (*Artocarpus*), creusé en coupe plus ou moins profonde (*Olmedia*, *Antiaris*), il prend chez les *Ficus* une forme en urne caractéristique.

S'il faut croire les importantes études qui ont été consacrées à l'inflorescence des *Urticales*, on doit penser, avec BERNBECK (12), que les inflorescences variées des *Urticacées* et des *Moracées* conduisent à celles des *Dorstenia* et des *Ficus*. C'est dire que la tendance évolutive s'est bien faite vers l'agglomération des fleurs en capitules.

Cette tendance s'observe de la même façon chez les *Composées* : en effet, malgré les apparences, on trouve chez ces dernières une grande diversité dans la structure des capitules ; toutes les transitions existent entre les énormes capitules au réceptacle très allongé des *Spilanthes*, des *Rudbeckia* et des *Isocarpha* qui furent souvent comparés à un épi surbaissé, et les capitules uniflores des *Vernoniées* (*Vernonia uniflora* Schultz) des *Mutisiées* (*Ainsliaea uniflora* Schultz) et des *Ambrosiées* (*Ambrosia maritima* L.) ; il faut noter aussi le capitule de capitules uniflores que représente l'inflorescence des *Echinops*.

Si les variations ne sont pas ici aussi importantes que celles des *Urticales*, elles montrent cependant que la même tendance évolutive existe dans les deux groupes ; celle-ci conduit toujours, par des voies nombreuses et variées, à la formation d'inflorescences capituliformes.

L'apétalie représente un caractère constant chez les *Urticales*. Les fleurs des *Composées* ont toujours été classiquement décrites avec un calice et une corolle distincts ; cependant, KOCH (81) a repris l'interprétation que SMALL (129) avait défendue à propos du pappus des *Composées* ; celui-ci, disent-ils, proviendrait d'une excroissance de l'ovaire, et les deux pièces du calice et de la corolle auraient fusionné pour donner une seule pièce pétaloïde. Dans ces conditions, les *Composées* ne possèderaient, elles aussi, qu'une seule enveloppe florale.

L'isostémonie de l'androcée est la règle, aussi bien chez les *Urticales* que chez les *Composées* ; ces dernières ont des fleurs très généralement construites sur le type cinq ; ce type est très variable chez les *Urticales* : trois (*Pilea*), quatre (*Urtica*) cinq (*Procris*, *Cannabinacées*).

Si l'on ne compte pas de Composées à ovaire supère, l'hypogynie des Urticacées n'est pas générale dans toutes les familles de l'ordre. Sans parler des Moracées où l'on rencontre des ovaires semi-infères (*Trophis*), la tribu des Artocarpées possède un grand nombre d'espèces à ovaire infère (*Antiaris*, *Pseudolmedia*, *Castilloa*, *Helicostylis*, *Noyera*, *Naucleopsis*, *Maquira*, etc.).

Le gynécée, le plus souvent unicarpellé chez les Urticacées, est ordinairement bicarpellé dans les autres familles ; il renferme un ovaire qui est toujours, quel que soit le nombre des carpelles, uniloculaire et uniovulé ; il s'agit là d'une importante ressemblance avec les Composées dont les deux carpelles ne forment pratiquement jamais (1) qu'un ovaire uniloculaire et uniovulé.

Contrairement aux Composées chez lesquelles l'anatropie de l'ovule semble être constante, on trouve chez les Urticales tous les types d'ovules : orthotrope chez les Urticacées, anatrophe chez les Ulmacées et les Artocarpées, campylotrope chez les Morées et les Cannabinacées.

Le fruit, par contre, dans les deux groupes demeure toujours un fruit indéhiscent : akène ou drupe. L'instabilité des caractères se montre encore une fois chez les Urticales à propos de la graine. Celle-ci, sans albumen chez les Composées, semble indifféremment exalbuminée (Ulmacées, certaines Moracées, Cannabinacées) ou albuminée (Urticacées, Moracées). On trouve, d'ailleurs, toutes les formes de transition entre les deux états.

L'appareil sécréteur des deux groupes présente de nombreux points communs. C'est ainsi que les laticifères articulés des Liguliflores rappellent les laticifères vrais des Moracées (53 - 105), des Cannabinacées (53 - 105) et des Urticacées (*Laportea*, *Urera*, 59-60). De plus, les canaux sécréteurs des Tubuliflores se retrouvent parfois chez les Moracées et les Urticacées (*Pilea*) (53 - 60 - 105).

Nous avons pu voir, à l'occasion de ce bref aperçu sur les caractères des deux groupes, que les critères constants de l'ordre des Urticales - diclinie et apétalie des fleurs, isostémonie de l'androcée, gynécée uni ou bicarpellé à ovaire uniloculaire et uniovulé, fruit indéhiscent - existaient chez les Composées.

Il est vrai que les fibres péricycliques peu lignifiées - caractère désormais classique de l'ordre des Urticales - n'ont pas été décrites à propos des Composées ; il en est de même de la chalazogamie qui se produit chez les seules Urticales. Il faut cependant noter que les Ulmacées ne possèdent pas de fibres péricycliques peu lignifiées et que la porogamie a été parfois rencontrée dans l'ordre des Urticales (53).

(1) - Quelques très rares exceptions ont été décrites. (84) (101).

Les Composées ne possèdent pas de stipules, mais si les Urticales sont généralement pourvues de feuilles stipulées, on y trouve d'importantes exceptions : les *Barbeya* chez les Ulmacées et les *Parietaria* chez les Urticacées.

Le mode de pollinisation est dans les deux groupes entièrement différent : les Urticales, en dehors de quelques rares Moracées, sont en général anémophiles ; par contre, la pollinisation entomophile des Composées se réalise à l'aide d'un mécanisme précis comportant l'existence d'un caractère particulier : la soudure des anthères. Celui-ci revêt encore une telle importance aux yeux de certains botanistes que le terme de Synanthérées est encore souvent utilisé pour désigner la famille des Composées. Dans cette famille, cependant, un certain nombre d'espèces possèdent un androcée à anthères libres. Elles forment un groupe dont les *Ambrosia* et les *Xanthium* sont les seuls représentants indigènes ; la position systématique de ce dernier fut et demeure encore très controversée.

LINNE, dans son premier système (93), range les *Ambrosia* et les *Xanthium* avec les Urticées dans sa monoécie pentandrie ; dans sa dernière méthode (95), il groupe dans l'ordre des Nucamentacées les *Ambrosia*, les *Xanthium*, les *Iva* et les *Artemisia*. Il est vrai que les ordres voisins sont ceux des Dipsacacées, des Valérienacées et des Composées à côté desquels LINNE plaçait celui des Scabridées correspondant aux Urticales *sensu lato*.

VENTENAT (189), dans son "Tableau du règne Végétal", prétend que *Ambrosia* et le *Xanthium* sont les seuls genres de Composées où les fleurs soient réellement diclines ; ces plantes, qu'on pourrait regarder comme apétales, et dont l'ovaire est libre, paraissent, dit-il, selon l'observation de JUSSIEU, devoir être placées dans la famille des "Urticées".

Bernard de JUSSIEU aurait, d'après ADANSON (1), repris à ce sujet les dernières opinions de LINNE. Cependant, le Jardin du Roi, dont DESFONTAINE (49) a publié le tableau et qu'il prétend établi suivant les idées de JUSSIEU place les *Ambrosia* et les *Xanthium* dans les Urticacées.

A. L. de JUSSIEU (74) les rangera plus tard dans les Corymbifères. DE CANDOLLE (18) en fait des Sénécionidées et BENTHAM et HOOKER (11) les classent parmi les Hélianthoïdées.

BAILLON (5) a distingué pour eux une tribu séparée comprenant seulement les trois genres : *Ambrosia*, *Xanthium* et *Iva*. Quelques auteurs, dont BENSON (9), ont suivi cette opinion. ROUY (123) pensait que le Genre *Eleutheranthera* pouvait être considéré comme un terme de transition entre les Composées typiques et les Ambro-

siées. Pour cette raison, il ne fit de ces dernières qu'une simple tribu. Des études approfondies ont montré depuis que les *Eleutheranthera* possèdent, malgré leur nom, des anthères légèrement soudées.

BRITTON, in LAWRENCE (85), ferait des Ambrosiées une sous-famille des Composées, tandis que certains systématiciens (PAYER (110), LEREDDE (91), LINK in ROUY (123)) veulent voir dans ce groupe une famille distincte qu'ils placent à côté des Composées.

Il est évident que ces plantes possèdent un certain nombre de caractères qui les distinguent franchement des Composées tout en les rapprochant des Urticales ; androcée à anthères libres, fleurs mâles apétales et fleurs femelles apérianthées, présence d'un involucre épineux persistant autour du fruit, grain de pollen lisse. PAYER prétendit même que les Ambrosiées possédaient un ovaire supère. Cependant, un bourrelet annulaire qui peut être considéré comme un rudiment de périanthe, existe au point de jonction des styles et de l'ovaire de la fleur femelle des *Ambrosia* la présence de ce bourrelet, qui n'existe pas chez les *Xanthium* suffirait peut-être à infirmer l'opinion de PAYER.

L'anémophilie constante des Ambrosiées ne présente en elle-même qu'une importance relative ; elle existe chez d'autres Composées typiques comme les *Artemisia*. LINNE rangeait d'ailleurs ces dernières dans l'ordre des Nucamentacées à côté des *Ambrosia*, des *Xanthium* et des *Iva* et BAILLON en fait "une sorte de passage" entre les Hélianthées et les Ambrosiées. Mais les *Artemisia* ont toujours les anthères soudées. Ce critère, l'un des plus fondamentaux de l'unité des Composées ne doit pas être confondu avec l'entomophilie qui en découle ordinairement. Nous avons vu que les *Artemisia* étaient anémophiles malgré la présence de fleurs synanthérées. C'est en raison de l'indépendance de leurs anthères et non de l'anémophilie qu'il faut séparer les Ambrosiées des Composées. De la même façon, il ne faut pas exagérer l'importance de l'anémophilie à l'occasion d'un rapprochement avec les Urticales. Mais les anthères libres, l'apétalie constante et la fréquente présence de fleurs femelles apérianthées semblent des signes plus déterminants de l'affinité qui existe entre les Ambrosiées et les Urticales.

Au terme de cette comparaison, on peut dire que, en dehors de la présence d'un ovule unitégumenté chez les Ambrosiées lorsqu'il est bitégumenté chez les Urticales, tous les caractères importants et constants des deux groupes concordent parfaitement.

L'étude que nous venons d'effectuer permet d'apporter de sérieux arguments à la théorie défendant l'existence de relations phy-

logénétiques entre les Urticales et les Composées et de montrer que ces affinités, sans doute lointaines, sont indéniables.

Certains auteurs (ARBER et PARKIN) (3) pensent avec LAWRENCE que les fleurs des Urticales proviennent de la dégradation de types primitifs plus complets et entomophiles. HILDEBRAND (*il* BENTHAM (10)) soutient aussi que, chez les Composées, l'hermaphrodisme précéda l'unisexualité de certaines fleurs.

L'existence d'une espèce à fleurs périanthées hermaphrodites et entomogames est une hypothèse concevable ; à partir de cet ancêtre se seraient différenciés les deux phylums des Composées et des Urticales. Les Ambrosiées, dont l'appartenance à l'un ou l'autre phylum est loin d'être prouvée, peuvent être considérées comme les représentants actuels d'une série dont l'évolution fut parallèle à celle des deux groupes des Composées et des Urticales.

Les affinités des Malvales et des Urticales sont par contre beaucoup plus classiques. C'est sans doute WEDDEL (196) qui le premier compara les Urticacées et les Tiliacées et signala entre elles des rapports fondés principalement sur la ténacité des fibres corticales du liber, la présence des stipules, l'inflorescence définie, la préfloraison valvaire du calice, les anthères bilobées, le pollen lisse, etc. Ce parallèle l'a porté à admettre que les Urticacées constituent une dégradation du type des Malvacées s'opérant par l'intermédiaire des Tiliacées. De nombreux botanistes défendirent cette thèse (60).

Dérivant directement des Ranales, les Malvales de BESSEY (14) comprennent à la fois les Malvales classiques (Malvacées, Sterculiacées, Tiliacées) et les Urticales. HOLM (66) montre que l'appareil sécréteur du *Boehmeria* et du *Laportea* fait songer à celui que l'on observe chez les Malvacées. J. BURTT-DAVY (17), s'appuyant en partie sur les opinions de CHALK (22) au sujet du bois des Angiospermes, groupe dans la même série des Malviiflorae les Tiliales, les Malvales, les Urticales et les Euphorbiales.

M. A. CHALK (22), après avoir étudié les critères phylogénétiques du bois des Dicotylédones, divise cette classe en plusieurs groupes suivant le degré de spécialisation de leurs bois. Dans le troisième, parmi de nombreuses autres familles, figurent les Malvacées, les Tiliacées, les Urticacées, les Borriginacées et les Composées.

L'existence d'un même type embryonomique chez les Borriginacées et les autres familles citées ci-dessus, doit-elle s'interpréter comme une preuve d'affinités profondes entre ces groupes ? Les relations de morphologie florale ou anatomique semblent, dans le cas des Borriginacées, difficiles à établir. Cependant, HALLIER

(63) dont l'originalité du système phylétique enthousiasme LAWRENCE, publiait, en 1912, une classification qui "présente des idées sur les affinités des familles que ses prédécesseurs n'ont jamais devinées". Il fait dériver par réduction les Composées et les Campanulacées des Borraginacées.

Ce processus évolutif se trouve en plein accord avec les données modernes de l'embryogénie. Mais, l'interprétation et l'application des résultats embryogéniques à la phylogénie des espèces végétales doivent se faire d'une façon plus nuancée en utilisant les renseignements que peuvent apporter tous les autres critères.

Au terme de cette étude, on voit que l'utilisation des données embryogéniques a permis d'envisager la phylogénie des Composées sous un jour nouveau. Après avoir montré que, contrairement aux théories classiques, les Synanthérées devaient être considérées comme une très ancienne famille, nous avons pu établir les importantes relations phylogénétiques qui existent entre l'ordre des Urticales et la famille des Composées. Ces rapports, aussi étroits soient-ils, ne tendent nullement à réunir les deux séries divergentes des Urticales et des Composées, mais seulement à indiquer leur parenté et leur origine à partir d'un ancêtre commun. De profondes affinités unissent aussi les Malvales et les Urticales.

En conclusion, on peut affirmer que les trois phylums distincts des Composées, des Urticales et des Malvales dérivent tous les trois d'un même groupe végétal archaïque.

Cependant, si nous avons pu montrer que les résultats qu'apporte l'embryogénie confirment les affinités qu'avaient pressenties certains taxinomistes, il ne faut pourtant pas croire que celles-ci soient absolument prouvées. Dans un domaine où le rôle joué par l'intuition dans l'appréciation des données n'est jamais totalement exclu, les déductions les plus rationnelles peuvent parfois conduire à certaines erreurs. C'est en ce sens qu'il faut entendre la phrase traduisant les hésitations de DÉCANDOLLE à propos de la classification des Composées : "In ordine naturali, ut in civili, summum jus, saepe summa injuria".

RESUME

L'étude du développement de l'embryon d'un certain nombre d'espèces de Composées confirme les résultats des recherches antérieures, et montre l'homogénéité de la famille des Composées du point de vue embryogénique. En outre, la mise en évidence de trois sous-archétypes se rattachant étroitement au type général auquel répondent les Composées, autorise l'établissement d'une classification naturelle et phylogénétique de la famille des Composées. La valeur de cette classification, reposant sur les données de l'embryogénie, est confirmée par les critères de l'anatomie interne.

Les nombreuses études concernant la phylogénie des Composées ne permettaient pas de se faire une idée précise de la parenté des Composées avec les autres familles des Dicotylédones. Les recherches d'embryogénie comparée ont mis en évidence les relations étroites des Composées, des Valérianacées et des Dipsacacées, ont expliqué la parenté des Campanulacées et des Composées qui représentent deux séries divergentes issues d'une même lignée évolutive, et ont montré que les Rubiacées et les Caprifoliacées appartiennent à un phylum entièrement distinct.

Ces mêmes recherches conduisent à penser que les Composées, comme l'ont montré quelques auteurs, ne doivent pas être considérées comme une famille particulièrement évoluée, représentant l'aboutissement de l'évolution des Dicotylédones, mais, bien au contraire, comme une famille singulièrement archaïque.

Ainsi s'expliquent les analogies morphologiques, anatomiques et embryogéniques des Composées avec les ordres des Urticales et des Malvales. On doit sans doute en déduire que ces trois phylums des Composées, des Urticales et des Malvales dérivent d'une même souche ancestrale.

Vu, le Président de thèse
R. PARIS

Vu, le Doyen de la Faculté
G. VALETTE

Vu et Permis d'imprimer
Le Recteur de l'Académie de Paris

J. ROCHE

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - ADANSON (M.) . - Familles naturelles des Plantes. Paris, 1847.
- 2 - ARBER (A.) . - The tree habit in Angiosperms : its origin and meaning. *New Phyt.*, 1928, 27, pp. 69-84.
- 3 - ARBER (A.) et PARKIN (J.) . - On the origin of Angiosperms. *Journ. of Linn. Soc.*, 1907, 38, pp. 29-80.
- 4 - BAILEY (I. W.) et SINNOT (E. W.) . - The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. *Ann. of Bot.*, 1914, 28, pp. 547-600.
- 5 - BAILLON (H.) . - Histoire des Plantes. t. 8, Paris, 1874.
- 6 - BALICKA - IWANOWSKA (G.) . - Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales. *Flora*, 1899, 86, pp. 47-71.
- 7 - BANERJI (I.) et SUNANDA PAL. - A contribution to the life history of *Synedrella nodiflora* Gaertn. *Journ. of Linn. Soc. Lond. Bot.*, 1959, 55, pp. 810-817.
- 8 - BATSH (A. J. G. C.) . - Tabula affinitatum Regni Vegetabilis. Weimar. 1802.
- 9 - BENSON (L.) . - Plant classification. Boston, 1957.
- 10 - BENTHAM (G.) . - Notes on the classification, history and geographical distribution of Compositae. *Journ. of Linn. Soc.*, 1873, 13, pp. 335-577.
- 11 - BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.) . - Genera plantarum. 1883. Londres.

- 12 - BERNBECK (F.) . - Urticaceae, Moraceae. *Bot. Abh.*, 1932, 19, pp. 99-112.
- 13 - BESSEY (CH.) . - Phylogeny and taxonomy of the Angiosperms. *Bot. Gaz.*, 1897, 24, pp. 145-178.
- 14 - BESSEY (CH.) . - The phylogenetic taxonomy of the vascular plants. *Ann. of Missouri Bot. Gard.*, 1915, 2, pp. 109-164.
- 15 - BILLINGS (F.H.) . - Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung. *Flora*, 1901, 88, pp. 253-318.
- 16 - BRONGNIART (A.) . - Enumération des genres de plantes. 1843. Paris.
- 17 - BURTT - DAVY (J.) . - On the primary groups of Dicotyledons. *Ann. of Bot.*, 1937, 1, pp. 429-437.
- 18 - CANDOLLE (A.P. de) . - Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1824 - 1873. Paris.
- 19 - CAPOOR (S.P.) . - The life history of *Holoptelea integrifolia* Planch. *Beihefte zum bot. Centralblatt.*, 1937, 57, pp. 233-249.
- 20 - CARANO (E.) . - Ricerche sull' embriogenesi delle Asteraceae. *Ann. di Bot.*, 1915, 13, pp. 251-301.
- 21 - CASSINI (H.) . - Dictionnaire des Sciences Naturelles. Composées ou Synanthérées. Vol. 10. Paris, 1818.
- 22 - CHALK (M.A.) . - The phylogenetic value of certain anatomical features of Dicotyledonous wood. *Ann. of Bot.*, 1937, 1, pp. 409-428.
- 23 - CLOS (D.) . - De la valeur des rayons des Composées en taxinomie. *Bull. Soc. bot. France*, 1870, 17, pp. 182-189.
- 24 - COL. (A.) . - Sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. Thèse Doct. ès Sc., Paris. 1904.
- 25 - CORNER (E. J. H.) . - The Durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. of Bot.*, 1949, 13, pp. 367-414.
- 26 - CORNER (E. J. H.) . - The Durian theory extended I. *Phytomorphology*, 1953, 3, pp. 465-476.
- 27 - CORNER (E. J. H.) . - The Durian theory extended II. *Phytomorphology*, 1954, 4, pp. 152-165.

- 28 - CORNER (E. J. H.) . - The Durian theory extended III. Pachycaully and megaspermy. *Phytomorphology*. 1954, 4, pp. 263-274.
- 29 - COULTER (J. M.) et CHAMBERLAIN (Ch. J.) . - Morphology of Angiosperms. New-York. 1912.
- 30 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Lobéliacées. Développement de l'embryon chez le *Lobelia syphilitica* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1938, 207, pp. 177-179.
- 31 - CRETE (P.) . - Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores. Thèse Doct. ès Sc., Paris, 1942.
- 32 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Trachelium coeruleum* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1948, 226, pp. 1742-1745.
- 33 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Anchusa officinalis* L. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 1950, 230, pp. 1198-1200.
- 34 - CRETE (P.) . - Répartition et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes et plus particulièrement chez les Gamopétales. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1951, 12, pp. 131-192.
- 35 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez l'*Alkanna lutea* DC. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1951, 232, pp. 1689-1691.
- 36 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Caprifoliacées. Développement de l'embryon chez le *Leycesteria formosa* Wall. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1953, 232, pp. 1432-1434.
- 37 - CRETE (P.) . - Recherches embryologiques sur le *Xanthium strumarium* L. Les affinités du groupe des *Ambrosia*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1955, 102, pp. 78-81.
- 38 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Diodia Dasycephala* Cham. et Schlecht. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1956, 243, pp. 861-863.
- 39 - CRETE (P.) . - Contribution à l'étude de l'albumen et de l'embryon chez les Campanulacées et les Lobéliacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1956, 103, pp. 446-454.
- 40 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Ményanthacées. Développement de l'embryon chez le *Limnanthemum nymphoides* Hoff. et Link. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1956, 242, pp. 3110-3113.

- 41 - CRETE (P.) . - Précis de Botanique. t. I, 1957, t. II, 1959. Masson éd., Paris.
- 42 - CRETE (P.) . - Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Pulmonaria officinalis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1959, 249, pp. 748-750.
- 43 - DAHLGREN (K. V. O.) . - Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. *Zeitschr. Bot.*, 1920, 12, pp. 481-512.
- 44 - DAHLGREN (K. V. O.) . - Studien über die Endospermibildung der Kompositen. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1924, 18, pp. 177-203.
- 45 - DAVIS (G. L.) . - The life history of *Podolepis Jaceoides* Sims. Megasporogenesis, female gametophyte and embryogeny. *Phytomorphology*, 1961, 3, pp. 206-219.
- 46 - DAVIS (G. L.) . - Embryological studies in the Compositae. Sporogenesis, gametogenesis and embryogenesis in *Cotula australis* Less. *Austral. Journ. of Bot.*, 1962, 10, n° 1, pp. 1-12.
- 47 - DAVIS (G. L.) . - Embryological studies in the Compositae. Sporogenesis, gametogenesis and embryogeny in *Ammobium alatum* R. Br. *Austral. Journ. of Bot.*, 1962, 10, n° 2, pp. 65-75.
- 48 - DAVIS (G. L.) . - Embryological studies in the Compositae. Sporogenesis, gametogenesis and early embryogeny in *Minuria denticulata* DC. *Proceed. of Linn. Soc. N.S. Wales*, 1963, 88, n° 1, pp. 35-40.
- 49 - DESFONTAINES (R. L.) . - Tableau de l'Ecole de Botanique du Jardin du Roi. 1815. Paris.
- 50 - DODOENS (R.) . - Histoire des Plantes. Anvers, 1557.
- 51 - DOLL (W.) . - Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen und Dipsaceen - ähnlicher Pflanzen. *Bot. Archiv*, 1927, 17, pp. 107-146.
- 52 - EAMES (A. J.) . - On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms. *Ann. of Bot.*, 1911, 25, pp. 214-224.
- 53 - EMBERGER (L.) . - Les Végétaux vasculaires, t. II, in *Traité de Botanique systématique* par M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, Masson éd., Paris, 1960.
- 54 - ENGLER (A.) et PRANTL (K.) . - Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1-20, Leipzig, 1897 - 1915.

- 55 - ENDLICHER (F.) . - *Genera Plantarum*. Vienne. 1836-1840.
- 56 - GAUSSEN (H.) . - Introduction à l'étude des Plantes à archégo-
ne et évolution, *ir* Botanique. Anatomie. Cycles évolutifs. Systé-
matique. Masson éd., Paris, 1963.
- 57 - GÖRE (S.R.) . - Development of the female gametophyte and
embryo in cotton. *Amer. J. of Bot.*, 1932, 19, pp. 735-807.
- 58 - GRELOT (P.) . - Recherches sur le système libéroligneux flo-
ral des Gamopétales bicarpellées. *Ann. Sci. nat.*, 1897, sér. 8,
(*Bot.*), 5, pp. 1-154.
- 59 - GUERIN (P.) . - *L'Urera Humblotii* H. Baill. et ses affinités.
C.R. Acad. Sc. Paris, 1919, 168, pp. 517-519.
- 60 - GUERIN (P.) . - Les Urticées : cellules à mucilage, laticifères
et canaux sécréteurs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1923, 70, pp. 125-
136, pp. 207-215, pp. 255-263.
- 61 - GUNDERSEN (A.) . - *Families of Dicotyledons*. 1950. Waltham
éd., U.S.A.
- 62 - GUPPY (H.B.) . - *Observations of a naturalist in the Pacific*.
Vol. II. Plant dispersal. 1906. London. Mac Millan éd.
- 63 - HALLIER (H.) . - L'origine et le système phylétique des Angio-
spermes. *Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat.*, 1912, sér. 3, B, 1,
pp. 164-234.
- 64 - HOFFMANN (O.) . - *Compositae ir* Engler (A.) et Prantl (K.)
Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 1899, 5, p. 87.
- 65 - HOFMEISTER (W.) . - *Die Entstehung des Embryos der Phane-
rogamen*. Leipzig. 1849.
- 66 - HOLM (T.) . - Studies in *Compositae*. *Amer. Midl. Nat.*, 1926,
10, pp. 1-77.
- 67 - HUTCHINSON (J.) . - *The families of flowering plants*. London.
Mac Millan éd., 2 Vol., 1936.
- 68 - HUTCHINSON (J.) . - *A Botanist in Southern Africa*. London.
Gawthorn éd., 1946.
- 69 - JAEGER (P.) . - Les aspects actuels des problèmes de l'ento-
mogamie. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1957, 104, pp. 179-222, pp.
352-342.

- 70 - JOHANSEN (D.A.) . - Plant Embryology. Waltham. Mass. U.S.A. 1950.
- 71 - JOHRI (B.M.) et KONAR (R.N.) . - The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* L. *Phytomorphology*, 1956, 6, pp. 97-111.
- 72 - JONES (H.A.) . - Pollinisation and life history of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Hilgardia*, 1927, 2, pp. 425-442.
- 73 - JONES (H.A.) . - Pollinisation and life history studies of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Proc. intern. Congr. Plant. Sc. Ithaca*. New-York, 1929, 2, pp. 1045-1099.
- 74 - JUSSIEU (A.L. de) . - Genera Plantarum. Paris, 1789.
- 75 - KAPIL (R.N.) et SETHI (S.B.) . - Development of seed in *Tridax tribolata* Hemsl. *Phytomorphology*, 1962, 12, pp. 235-239.
- 76 - KAPIL (R.N.) et SETHI (S.B.) . - Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera* DC. *Phytomorphology*, 1962, 12, pp. 222-234.
- 77 - KAUSIK (S.B.) . - Embryogeny of *Isotoma longiflora* Presl. *Proc. Indian Acad. Sc. B*, 1947, 26, pp. 164-167.
- 78 - KAUSIK (S.B.) et SUBRAMANYAM (K.) . - A contribution to the embryology of *Lobelia tribolata* Buch. *Journ. of Indian Bot. Soc.*, 1945, 24, pp. 175-181.
- 79 - KAUSIK (S.B.) et SUBRAMANYAM (K.) . - Embryology of *Cephalostigma Schimper* Hochst. *Bot. Gaz.*, 1947, 109, pp. 85-90.
- 80 - KIRCHNER (O.) . - Die Bluteneinrichtungen der Campanulaceen. *Jahreshefte des Ver. vaterl. Naturk. Würt.*, 1897, 17, pp. 995-1010.
- 81 - KOCH (M.F.) . - Studies in the anatomy and morphology of the Composite flowers.
 I - The corolla. *Amer. Journ. of Bot.*, 1930, 17, pp. 938-952.
 II - The corollas of the Helianthae and Mutisiae *Amer. Journ. of Bot.*, 1930, 17, pp. 995-1010.
- 82 - KORDYUM (E.L.) et BOIKO (A.P.) . - On the embryology of *Gerbera Anandria* Schultz. *Dop. Akad. Nauk. Ukraïn. R.S.R.*, 1962, 8, pp. 1109-1112.

- 83 - LAMARCK (J. de) . - Encyclopédie méthodique. Liège, 1786.
- 84 - LAVIALLE (P.) . - Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1912, 9^e Sér., 5, pp. 39-141.
- 85 - LAWRENCE (G. H.) . - Taxonomy of vascular plants. New-York, 1951.
- 86 - LEBEGUE (A.) . - Embryogénie des Malvacées. Développement de l'embryon chez les *Lavatera*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1954, 239, pp. 1838-1840.
- 87 - LEBEGUE (A.) . - Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez *l'Urtica dioica* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1956, 242, pp. 923-926.
- 88 - LEBEGUE (A.) . - Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez le *Parietaria officinalis* DC. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1956, 243, pp. 817-820.
- 89 - LEBEGUE (A.) . - Développement de l'embryon chez *l'Urtica urens* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1956, 103, pp. 587-590.
- 90 - LE MAOUT (E.) et DECAISNE (J.) . - Traité de Botanique. Paris, 1868.
- 91 - LEREDDE (C.) . - Les Angiospermes, in Botanique. Anatomie. Cycles évolutifs. Systématique. Masson éd., Paris, 1963.
- 92 - LINDLEY (J.) . - The vegetable Kingdom. Londres, 1847.
- 93 - LINNE (C. von) . - Systema naturae. Leyde. 1735.
- 94 - LINNE (C. von) . - Genera plantarum. Leyde. 1737.
- 95 - LINNE (C. von) . - Philosophia botanica. Stockholm. 1751.
- 96 - LY THI BA. - Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Galium Aparine* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1960, 251, pp. 1812-1814.
- 97 - LY THI BA. - Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Spermacoce tenuior* Goertn. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1961, 252, pp. 927-929.
- 98 - MAHESWARI DEVI (H.) . - Etudes embryologiques *Gerbera Jamesoni* Bolus. *Proc. Ind. Acad. Sc. Sect. B*, 1957, 46, n° 1, pp. 68-74.

- 99 - MAHESHWARI (P.) et ROY (S.K.). - The embryo sac and embryo of *Tridax procumbens* L. *Phytomorphology*, 1952, 2, pp. 245-252.
- 100 - MAUGINI (E.) . - Morfologia fiorale. Embriologia ed embriogenesi in *Leontopodium alpinum* Cass. var. *typicum*, Fiori et Paoletti. *Giornale Bot. Ital.*, 1962, 69, pp. 1-18.
- 101 - MESTRE (J.C.) . - La présence de deux ovules dans l'ovaire de quelques Cynarées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1957, 104, pp. 37-40.
- 102 - MESTRE (J.C.) . - Composées - Cynarées. Développement de l'embryon chez le *Carduus nutans* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1957, 245, pp. 355-358.
- 103 - MESTRE (J.C.) . - Embryogénie des Composées - Cynarées. Développement de l'embryon chez le *Cnicus benedictus* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1958, 247, pp. 333-336.
- 104 - METCALFE (C.R.) . - The systematic anatomy of the vegetative organ of the Angiosperms. *Biol. Review*, 1946, 21, pp. 159-172.
- 105 - METCALFE (C.R.) et CHALK (L.) . - Anatomy of the Dicotyledons. t. II, Clarendon Press, Oxford. 1950.
- 106 - MEZ (C.) et ZIEGENSPECKE (H.) . - Der Königsberger sero-diagnostische Stammbaum. *Bot. Archiv*, 1926, 13, pp. 483-486.
- 107 - NENUKOW (S.S.) . - On the relations between Papavereae, Compositae and Campanulaceae. *Chron. Bot.* 1939, 5, pp. 412-414.
- 108 - OTTLEY (A.M.) . - A contribution to the life history of *Impatiens Sultani* Hook. *Bot. Gaz.*, 1918, 66, pp. 289-317.
- 109 - OZENDA (P.) . - Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. Masson éd., Paris, 1949.
- 110 - PAYER (J.B.) . - Leçons sur les familles naturelles des plantes. Paris. 1860.
- 111 - PHILIPSON (W.R.) . - The relationships of the Compositae, particularly as illustrated by the morphology of the inflorescence in the Rubiales and the Campanulatae. *Phytomorphology*, 1953, 3, pp. 391-404.

- 112 - PHILIPSON (W.R.) . - Relationships and convergence in Angiosperms. *Phytomorphology*, 1960, 10, pp. 367-375.
- 113 - PHOUPHAS (C.) . - Nouvelles observations embryogéniques sur les *Impatiens*. *Bull. Soc. bot. Fr.* 1951, 98, pp. 238-241.
- 114 - PADMANABHAN (D.) . - Embryogenesis in *Dorstenia indica* Wall. *Journ. Madras Univers.*, 1961, *Sect. B*, 31, n°1, pp. 47-51.
- 115 - PODUBNAJA - ARNOLDI (I. W.) . - Spermazellen in de Familie der Dipsacaceae. *Planta*, 1933, 21, pp. 380-386.
- 116 - PULLE (A.) . - Classification des Spermaphytes. *Chronica Botanica*, 1935, 4 (2), pp. 109-113.
- 117 - RAO (A.H.S.) . - Cytology and embryogeny in *Artocarpus integrifolia* L. *Journ. Mys. Univers.* 1940, 2B, pp. 63-73.
- 118 - RAU (M.A.) . - Development of the embryosac and embryo in *Streblus asper* Lour. *Journ. Mys. Univers.* 1942, 2B, pp. 109-114.
- 119 - RENDLE (A.B.) . - The classification of flowering plants. 2 vol. 1925-1930. Cambridge.
- 120 - RICHARD (L.C.) . - Catalogue des plantes du Jardin Médical de Paris. Paris, 1801.
- 121 - ROBERTSON (C.) . - Entomophily primitive in Angiosperms. *Bot. Gaz.*, 1904, 37, pp. 294-302.
- 122 - ROSEN (W.) . - Endosperm development in Campanulaceae and closely related families. *Bot. Not.*, 1949, 2, pp. 137-147.
- 123 - ROUY (G.) . - Conspectus de la Flore de France. Tours. t. VIII : 1903, t. IX : 1905.
- 124 - SACHS (J.) . - Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Saamen. *Bot. Zeitung*, 1859, 17, pp. 177-185.
- 125 - SCHNARF (K.) . - Embryologie der Angiospermen. Borntraeger éd., Berlin. 1929.
- 126 - SCOTT (D.) . - The evolution of the plants. New-York, 1927.
- 127 - SINNOT (E. W.) . - Investigations in the phylogeny of the Angiosperms : The anatomy of the node as an aid in the classification of the Angiosperms. *Amer. Journ. of Bot.* 1914, 1, pp. 303-322.

- 128 - SINNOT (E. W.) . - The "Age and Area" hypothesis and the problem of endemism. *Ann. of Bot.* . 1917, 31, pp. 209-216.
- 129 - SMALL (J.) . - Origin and development of the *Compositae*. *New Phyt.* , 1919, 18, 1-35, 65-90, 128-176, 200-234.
- 130 - SMITH (G. E.) . - On the multiperforate plates occurring in the xylem vessels of *Helianthus annuus* L. *Proc. Leeds phil. lit. Soc.* , 1935, 3, pp. 106-110.
- 131 - SOLEREDER (H.) . - Systematische Anatomie der Dicotyledonen. F. Enke éd., Stuttgart. 1898-1899.
- 132 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Composées. Les premiers stades du développement chez le *Senecio vulgaris* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1920, 171, pp. 254-256.
- 133 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Composées. Les derniers stades du développement chez le *Senecio vulgaris* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1920, 171, pp. 356-357.
- 134 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Urticacées. Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 171, pp. 1009-1011.
- 135 - SOUEGES (R.) . - Recherches sur l'embryogénie des Labiées. *Bull. Soc. bot. Fr.* , 1921, 68, pp. 441-464.
- 136 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Labiées. Développement de l'embryon chez le *Glechoma hederacea* L. et le *Lamium purpureum* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1921, 173, p. 48-50.
- 137 - SOUEGES (R.) . - Développement de l'embryon chez l'*Urtica pilulifera* L. *Bull. Soc. bot. Fr.* , 1921, 68, pp. 172-188 et pp. 280-294.
- 138 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Malvacées. Développement de l'embryon chez le *Malva rotundifolia* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1922, 175, pp. 1435-1436.
- 139 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des valerianacées. Développement de l'embryon chez le *Valerianella olitoria* Pollich. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1923, 176, pp. 1081-1083.
- 140 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Sherardia arvensis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1924, 178, pp. 1919-1921.

- 141 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Campanula patula* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1936, 202, pp. 2009-2011.
- 142 - SOUEGES (R.) . - Les lois du développement. Hermann éd., Paris, 1937.
- 143 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Dipsacacées. Développement de l'embryon chez le *Scabiosa Succisa* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1937, 204, pp. 292-294.
- 144 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie et classification. Premier fascicule. L'espèce et les classifications actuelles. Hermann éd., Paris, 1938.
- 145 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Campanulacées. Développement de l'embryon chez le *Jasione montana* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1938, 206, pp. 278-280.
- 146 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Lycopsis arvensis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1938, 207, pp. 640-644.
- 147 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (partie générale). Hermann éd., Paris, 1939.
- 148 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Oxalidacées. Développement de l'embryon chez l'*Oxalis corniculata* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1939, 209, pp. 698-700.
- 149 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Valérienacées. Développement de l'embryon chez les *Centranthus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1941, 212, pp. 718-720.
- 150 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Boragacées. Développement de l'embryon chez le *Symphytum officinale* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1941, 212, pp. 245-246.
- 151 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Tiliacées. Développement de l'embryon chez le *Tilia platyphyllos* Scop. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1941, 212, pp. 998-1000.
- 152 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Polygalacées. Développement de l'embryon chez le *Polygala vulgaris* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1941, 213, pp. 446-448.
- 153 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Gentianacées. Développement de l'embryon chez le *Menyanthes trifoliata* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 1943, 217, pp. 488-490.

- 154 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Balsaminacées. Développement de l'embryon chez l'*Impatiens Balfourii* Hook. C.R. Acad. Sc. Paris, 1945, 220, pp. 837-840.
- 155 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Caprifoliacées. Développement de l'embryon chez le *Lonicera biflora* Desf C.R. Acad. Sc. Paris, 1945, 221, pp. 480-482.
- 156 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Caprifoliacées. Développement de l'embryon chez le *Symphoricarpos occidentalis* Hook. C.R. Acad. Sc. Paris, 1948, 227, pp. 1066-1068.
- 157 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie et classification. Troisième fascicule. Essai d'un système embryogénique (partie spéciale). Première période du système. Hermann éd., Paris, 1948.
- 158 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie et classification. Quatrième fascicule. Essai d'un système embryogénique (partie spéciale). Deuxième période du système. Hermann éd., Paris, 1951.
- 159 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Rubiacées. Développement de l'embryon chez le *Richardsonia pilosa* H.B. et K., C.R. Acad. Sc. Paris, 1951, 233, pp. 5-8.
- 160 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Dipsacacées. Développement de l'embryon chez le *Scabiosa columbaria* L. C.R. Acad. Sc Paris, 1957, 245, pp. 465-468.
- 161 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Caprifoliacées. Développement de l'embryon chez le *Sambucus nigra* L. C. R Acad. Sc. Paris, 1959, 248, pp. 1072-1078.
- 162 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie et classification. L'oeuvre synthétique de l'embryogenèse. C.R. Acad. Sc. Paris, 1961, 253, pp. 25-30.
- 163 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Dipsacacées. Développement de l'embryon chez le *Dipsacus sylvestris* Mill. C.R. Acad. Sc. Paris, 1962, 256, pp. 2268-2273.
- 164 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Dipsacacées. Développement de l'embryon chez le *Cephalaria tatarica* Schrad. C.R. Acad. Sc. Paris, 1963, 256, pp. 45-48.
- 165 - SOUEGES (R.) . - Embryogénie des Dipsacacées. Développement de l'embryon chez le *Knautia arvensis* Coult. C.R. Acad. Sc. Paris, 1963, 256, pp. 1190-1194.

- 166 - SOUEGES (R.) et CRETE (P.) . - Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951). *Ann. Biol.*, 1952, 28, pp. 9-45.
- 167 - SPRAGUE (T.A.) . - Phylogeny and taxonomy *Proceed. Linn. Soc. London*, 1940, *Sess.* 152, t. 3, pp. 243-248.
- 168 - STEBBINS (G.) . - Variations and evolution in plants. New-York, 1950.
- 169 - STEFFEN (K.) . - Die Embryoentwicklung von *Impatiens glanduligera* Lindl. *Flora*, 1952, 139, pp. 394-461.
- 170 - SUBRAMANYAM (K.) . - A contribution to the embryology of *Wahlenbergia gracilis* Schrad. *Proceed of nat. Inst. Sc. India*, 1948, 14, pp. 359, 360.
- 171 - SUBRAMANYAM (K.) . - An embryological study of *Levenhookia dubia* Sond. *Proceed. of nat. Inst. Sc. India*, 1950, 16, n° 4, pp. 245-253.
- 172 - SUBRAMANYAM (K.) . - Embryological studies in certain families of Campanulaceae and Melastomaceae. Thèse Doct. ès Sc., Mysore. 1950.
- 173 - SUBRAMANYAM (K.) . - A morphological study of *Stylidium graminifolium* Swartz. *Lloydia*, 1951, 14, n° 2, pp. 65-81.
- 174 - TAKHTAJAN (A.L.) . - Origins of Angiospermous plants. Traduction anglaise. C. STEBBINS éd., Washington, 1958.
- 175 - TAKHTAJAN (A.L.) . - Essays on the evolutionary morphology of plants. Traduction anglaise. G. STEBBINS éd., Washington, 1959.
- 176 - THODAY (D.) . - On the organisation of growth and differentiation in the stem of the sun-flower. *Ann. of Bot.* 1922, 36, pp. 489-510.
- 177 - TIPPO (O.) . - Moraceae and presumed allies : anatomy. *Bot. Gaz.*, 1938, 100, pp. 1-99.
- 178 - TOURNEFORT (J.P.) . - Institutiones rei herbariae. 3 vol. Paris, 1700.
- 179 - TRECUL (A.) . - Cellules laticifères isolées de quelques Tubuliflores. J. de l'Institut, 13 août 1862.

- 180 - TULASNE (L.R.) . - Nouvelles études d'embryogénie végétale. *Ann. Sc. nat.*, 1855, 4^e sér., 4, pp. 65-74.
- 181 - TURRIL (W.B.) . - Taxonomy and Phylogeny. *Bot. Rev.*, 1942, 8, pp. 655-707.
- 182 - VAN TIEGHEM (Ph.) . - Premier mémoire sur l'appareil sécréteur des plantes. *Ann. Sc. nat.*, 1872, 5^e Sér., 16 pp. 96-147.
- 183 - VAN TIEGHEM (Ph.) . - Sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1883, 21, pp. 310-313.
- 184 - VAN TIEGHEM (Ph.) . - Sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1884, 31, pp. 112-116.
- 185 - VAN TIEGHEM (Ph.) . - Deuxième mémoire sur l'appareil sécréteur des plantes. *Ann. Sc. nat.*, 1885, Sér. 7, 1, pp. 6-20.
- 186 - VAN TIEGHEM (Ph.) . - *Eléments de Botanique*. Paris. Masson éd., 1898.
- 187 - VENKATESWARLU (J.)-et MAHESWARI DEVI (H.) . - Embryological studies in the Compositae. I. *Launaea pinnatifida* Cass. *Proc. of Indian Acad. of Sc.*, 1955, 41, n^o 1, Sect. B, pp. 38-46.
- 188 - VENKATESWARLU (J.) et MAHESWARI DEVI (H.) . - Embryological studies in Compositae. II *Heleniae*. *Proc. of nat. Inst. Sc. India.*, 1955, 21, B, n^o 4, pp. 149-161.
- 189 - VENTENAT (E.P.) . - *Tableau du Règne végétal selon la méthode de Jussieu*. Paris. An VII.
- 190 - VERNIN (J.) . - Contribution à l'étude du développement de l'albumen et de l'embryon chez les Composées. Thèse Doct. Univ. Pharmac. Paris. 1952.
- 191 - VESQUE (J.) . - Caractères des principales familles Gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille. *Ann. Sc. nat.*, 1885, 7^e Sér., 1, 183-360.
- 192 - VUILLEMIN (P.) . - Sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1884, 31, pp. 108-110.
- 193 - VUILLEMIN (P.) . - *La tige des Composées*. Thèse Doct. ès Sc. Paris. 1884.

- 194 - WALPERS (G.) . - Annales Botanices Systematicae. Leipzig. 1858.
- 195 - WARDLAW (C. W.) . - Embryogenesis in Plants. Londres. 1955.
- 196 - WEDDEL (H. A.) . - Monographie de la famille des Urticées. Paris. 1856.
- 197 - WERNHAM (H. F.) . - Floral evolution with particular reference to the Sympetalous Dicotyledons. *New Phyt.*, 1912, 11, pp. 217-235, 290-305, 373-397.
- 198 - WETTSTEIN (R. Von) . - Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig. 1910-1911.
- 199 - WHITAKER (E. S.) . - The anatomy of certain golden rods. *Bot. Gaz.*, 1918, 65, pp. 250-260.
- 200 - WHITAKER (E. S.) . - Root hairs and secondary thickening in the Compositae. *Bot. Gaz.*, 1923, 76, pp. 30-59.
- 201 - WILLIS (J. C.) . - The age and area hypothesis. *Science* 1918, 4, p. 626-628.
- 202 - WILLIS (J. C.) . - The birth and spread of Plants. Genève. 1949.
- 203 - WINTER (D. M.) . - The development of the seed of *Abutilon* Theophrasti Medic. I. ovule and embryo. *Amer. Journ. of Bot.*, 1960, 47, pp. 8-14.
- 204 - WORSDELL (W. C.) . - The origin and meaning of medullary phloem in the system of Dicotyledons. I Cucurbitacées. *Amer. Journ. of Bot.*, 1915, 29, pp. 567-590.
- 205 - WORSDELL (W. C.) . - The origin and meaning of medullary phloem in the system of Dicotyledons. II, Compositae. *Amer. Journ. of Bot.*, 1919, 33, pp. 421-458.
- 206 - ZALUZIAN (A.) . - Methodi herbariae libri tres. Francfort. 1604.
- 207 - ZIMMERMANN (W.) . - Die Phylogenie der Pflanzen. Iéna. 1930.

TABLE DES MATIERES

	Page
- Avant-propos.....	1
- Introduction	5
- Tableau des abréviations utilisées pour les figures.....	22
 I - <u>Etude spéciale du développement de l'embryon chez un certain nombre de Composées</u>	 23
A - SOUS-FAMILLE des Tubuliflores.....	25
- Tribu des Eupatoriées.....	25
genre <i>Eupatorium</i> (<i>E. Ayapana</i> , <i>E. cannabinum</i> ,	25
- Tribu des Inulées.....	29
genre <i>Helichrysum</i> (<i>H. Staechas</i>).....	29
- Tribu des Calendulées.....	31
genre <i>Calendula</i> (<i>C. officinalis</i>)	31
genre <i>Dimorphotheca</i> (<i>D. pluvialis</i>).....	35
- Tribu des Cinarées.....	39
- Sous-tribu des Carlininées.....	39
genre <i>Carlina</i> (<i>C. acaulis</i>).....	39
genre <i>Xeranthemum</i> (<i>X. annuum</i>)	42
- Sous-tribu des Carduinées.....	45
genre <i>Carduus</i> (<i>C. nutans</i> , <i>C. defloratus</i> , <i>C. crispus</i> , <i>C. tenuiflorus</i>).....	45

genre <i>Silybum</i> (<i>S. Marianum</i>).....	52
genre <i>Onopordon</i> (<i>O. Acanthium</i>).....	54
genre <i>Galactites</i> (<i>G. tomentosa</i> ,)	55
genre <i>Cirsium</i> (<i>C. caule</i> , <i>C. lanceolatum</i> , (<i>C. palustre</i>))	58
- Sous-tribu. des Centauréinées.....	63
genre <i>Centaurea</i> (<i>C. Cyanus</i> , <i>C. Jacea</i> , <i>C. aspera</i> , <i>C. scabiosa</i> , <i>C. collina</i> , <i>C. mon-</i> <i>tana</i>).....)	63
genre <i>Kentrophyllum</i> (<i>K. lanatum</i>).....	68
genre <i>Serratula</i> (<i>S. tinctoria</i>))	69
genre <i>Cnicus</i> (<i>C. benedictus</i>).....)	71
- Tribu des Mutisiées.....	75
genre <i>Gerbera</i> (<i>G. Jamesoni</i>).....)	75
B - SOUS-FAMILLE. des Liguliflores.....	77
- Tribu des Cichoriées.....	77
genre <i>Scolymus</i> (<i>S. maculatus</i> ,)	77
III - <u>Les caractères embryogéniques des Composées</u>	81
III - <u>Les rapports entre les différentes tribus des Com-</u> <u>posées</u>	93
IV - La phylogénie des Composées.....	107
A - Historique.....	109
B - Les données anatomiques.....	116
C - Application du critère embryogénique à la phylogénie des Composées.....	120
1 - La parenté des Composées et des Gamo- pétales inférovariées.....	122
2 - La place des Composées dans l'évolution des Angiospermes.....	124
3 - Les affinités profondes des Composées : Les Urticales et les Malvales.....	128
Résumé.....	137
Bibliographie.....	

